

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
Katedra filosofie a dějin přírodních věd

Oko a jeho reprezentace v evoluci organismů

Studie o úloze barvy duhovky v evoluci člověka

The Eye and its Representation in the Evolution of Organisms

On the Role of Iris Color in Human Evolution

diplomová práce



Tomáš Kočnar

Praha, 2009

Vedoucí práce: Mgr. Karel Kleisner, Ph.D.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou diplomovou práci vypracoval samostatně na katedře filosofie a dějin přírodních věd Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze pod odborným vedením Mgr. Karla Kleisnera, Ph.D. s použitím citované literatury.

V Praze dne 2. září 2009

Tomáš Kočnar

Poděkování

Mé poděkování patří

vedoucímu diplomové práce Mgr. Karlu Kleisnerovi, Ph.D. za trpělivé, motivující, inspirativní a v neposlední řadě laskavé vedení diplomové práce a spolupráci při výzkumu,

Prof. RNDr. Jaroslavu Flegrovi, CSc. za cenné rady při průběhu výzkumu,

Mgr. Anně Rubešové za konzultace ohledně úpravy fotografií,

Mgr. Miroslavu Rubešovi za možnost využívat jím zhotovený program The ImageRater 1.1 a IT podporu,

ředitelce mateřské školky Gabriele Hermannové za poskytnutí obrázků a dětem za malování

a také svým drahým rodičům a příbuzným, kteří při mém studiu ukázali obdivuhodnou trpělivost.

Obsah

1. Úvod	1
2. Oči a oční skvrny	2
2.1. Povrchové vzory jako svébytné sémantické orgány	2
2.2. Morfologická rozmanitost očních skvrn	3
2.3. Biologická úloha očních skvrn	7
2.3.1. Zastrasování	7
2.3.2. Deflekce útoku	8
2.4. Některé další příklady očí a očních skvrn	9
2.5. Kulturní specifika a způsoby znázornění očí	10
2.5.1. Dětské kresby očí	12
3. Lidské oči	14
3.1. Anatomie očí	14
3.2. Tvary očí	16
3.3. Pohled	17
3.4. Barva očí	20
3.4.1. Uložení pigmentu	20
3.4.2. Základní přehled genetické podmíněnosti barvy duhovky	21
3.4.3. Evoluční historie světlého fenotypu duhovky	23
3.4.4. Evoluční role modrých očí	28
4. Vlastní výzkum: úloha barvy duhovky v evoluci člověka	32
4.1. Cíle výzkumu	32
4.2. Materiál a metody	33
4.2.1. Průběh experimentu	33
4.2.2. Zastoupení barvy očí v české populaci	34
4.2.3. Probandi	35
4.2.3.1. Hodnocení jedinci	35
4.2.3.2. Hodnotitelé	36
4.2.4. Pořízení a úprava fotografií	37
4.2.5. Prezentace fotografií	38
4.2.6. Hodnocené vlastnosti	39
4.2.7. Statistické zpracování dat	41

4.3. Výsledky	42
4.3.1. Atraktivita	42
4.3.2. Sofistikovanost	43
4.3.3. Dominance	43
4.3.4. Dominance mužů s modifikovanou barvou očí	44
4.4. Diskuze	46
5. Závěr	49
6. Literatura	50
7. Příloha	58

1. Úvod

Oči hrají v životě většiny živočichů zásadní roli. U řady z nich je to právě zrak, který jim umožňuje orientaci v okolí a komunikaci s ostatními organismy. Oko však nemusí být pouze fyziologickým orgánem, jímž organismus přijímá informace, ale také orgánem sémantickým. Ten naopak informace poskytuje, přesněji řečeno může být pro své okolí nositelem nějakého významu. Setkáváme se dokonce s organismy, které mají nedokonalé optické schopnosti, a přesto disponují sémantickými orgány v podobě komorových očí obratlovců. Nejsou to však oči skutečné, ale více či méně věrné nápodoby pravých očí.

V druhé kapitole je popsán typický případ nápodoby očí, jímž jsou oční skvrny. Zejména u motýlů dosahuje vzhled očních skvrn dokonalosti pravých očí obratlovců. Této nápodoby je docíleno často zcela rozdílnými procesy, zatímco význam pro daného adresáta zůstává stejný.

Třetí a čtvrtá část pojednává o významu, který přikládáme vzhledu lidských očí. Říká se, že oko je do duše okno. Co všechno tedy můžeme vypožorovat z lidských očí? Vzhled očí tvoří několik aspektů - specifická anatomická stavba oka, vnější morfologie, směr pohledu nebo barva očí. Společně se podílejí na výsledném dojmu, který na nás oči druhých zanechávají.

Jednou z nejpozoruhodnějších fenotypových vlastností člověka je barva duhovky. Experimentální část práce se pokouší zjistit, nakolik významným faktorem pro hodnocení druhých lidí je právě barva očí. Modré oči jsou evolučně odvozeným znakem, který je velkou měrou rozšířen v populaci evropského původu. Jakou úlohu tento znak sehrál v evoluci člověka? Otázku může alespoň částečně zodpovědět výzkum, na jehož základě jsme zjišťovali, existují-li rozdíly v hodnocení hnědookých a modroookých jedinců.

2. Oči a oční skvrny

2.1. Povrchové vzory jako svébytné sémantické orgány

Mnoho povrchových struktur na tělech organismů má svůj specifický význam. Povrch není pouze obalem, který drží tělesnou schránku pohromadě, odděluje a chrání živočicha od vnějšího prostředí. Současný klasický přístup v biologii přiznává vnějšímu povrchu (kutikule, kůži, srsti, peří, šupinám apod.) obvykle nějakou funkční roli. Takových funkcí může mít povrch celou řadu, ať už se jedná o mechanickou ochranu před okolním prostředím, uzpůsobení příslušným životním podmínkám (v půdě, na suchu, ve vodě, ve vzduchu či v případě parazita uvnitř hostitele) nebo prostředek termoregulace. Jeden z nejnápadnějších aspektů povrchu, totiž jeho vzhled, bývá paradoxně upozaděn, ponechán stranou vědeckého zájmu. Jestliže je přesto předmětem vědeckého bádání, bývá u některých organismů dáván do souvislosti s aposematismem nebo kryptickým zbarvením. Povrchu se tak opět přisuzuje funkce (výstražná, resp. kryptická), ale většinou jen v těch případech, kdy je vysvětlení bezrozporné a případně experimentálně ověřitelné. Každý organismální povrch je však jedinečný a výstižně charakterizuje daný biologický druh.

Povrchové struktury nicméně nejsou v biologických disciplínách středem pozornosti. Velkým apologetou a zastáncem této opomíjené součásti biologie byl Adolf Portmann (1897 – 1982), v jehož práci je soustředěno zásadní sdělení o významu vnějšího povrchu živočichů (např. Portmann 1960). Každý organismus je konfrontován s okolím, ve kterém žije (žitý svět, *Umwelt*), kde právě vnější povrch je důležitým prostředkem tzv. sebe prezentace (*Selbstdarstellung*) organismů. K sebe prezentaci dochází exponováním tzv. vlastních jevů (*eigentliche Erscheinungen*). Povrch, jeho specifické zbarvení, strukturace nebo velikost patří vedle jiných neoptických vjemů k základní charakteristice živočichů (ale i rostlin) a je tak rovnocenný jiným životně důležitým funkcím. Vlastní jevy dělí Portmann na jevy adresné a neadresné (*adressierte und unadressierte Erscheinungen*). Prostřednictvím adresných jevů sděluje organismus svému okolí, resp. konkrétnímu adresátovi určitou informaci s jasným obsahem. Příkladem může být aposematické zbarvení, upozorňující adresáta na eventuální nebezpečí (výrazná barva znamenající jedovatost), kryptické zbarvení nebo pohlavní dimorfismus. Mezi druhou skupinu jevů patří takové povrchy, pro které se nenašlo nebo ani

nehledá nějaké plausibilní vysvětlení. Neadresným jevům se nepřisuzuje funkce nezbytná k přežití jedince, to však nikterak nezmenšuje jejich jedinečnost, kterou se jednotlivé druhy „sebe prezentují“. Neadresný jev, přestože nemá konkrétního adresáta, může být v příslušném kontextu smysluplný.

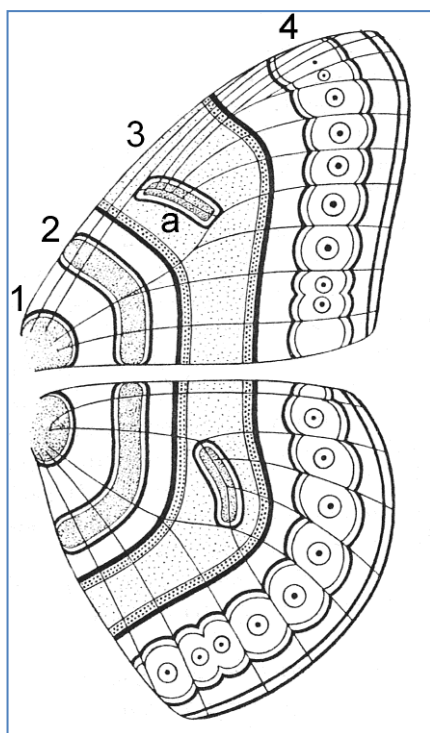
Povrch je prostředkem, jímž je exponována niternost (*Innerlichkeit*) každého organismu, tedy souhrn veškerého vnitřního dění, které je jinak vnějšímu světu nepřístupné. Sebe prezentace si vyžaduje své okolí. Bez něho by pozbývala na významu. V žitém světě organismy interagují s jedinci vlastního druhu a ostatními biologickými druhy a právě povrch je mnohdy pro tuto interakci nezastupitelným prostředkem.

Zbarvení a struktura povrchu tvoří svou podstatou svébytné sémantické orgány, které nedefinuje jejich tvar nebo funkce, ale jimi nesený význam. Označení pro sémantické orgány pochází od termínu *sém* (angl. *seme*, odvozeno z řeckého σημεῖον, σῆμα = znamení) (Kleisner & Markoš 2005). Tohoto významu nabývají teprve v umweltu příslušného organismu, jenž je interpretuje vždy stejně (přikládá jim stejný význam). Sémantické orgány totiž mohou pocházet z naprosto odlišných povrchových struktur navzájem si nepřibuzných druhů. Je také možné, že v průběhu evoluce dochází za současného vylepšování vizuálních schopností živočichů i k zdokonalování sémantických orgánů.

Typickým příkladem sémantického orgánu jsou oči a jejich analogický případ – oční skvrny. Pokud hovoříme o sémantickém orgánu, měli bychom oči a oční skvrny považovat za totožné. Ačkoliv jsou oční skvrny dvourozměrné a statické, v umweltu organismu, jenž je s tímto sémantickým orgánem konfrontován, nabývají významu pravých očí. Znamení očí, tj. sémantický orgán „očí“ je určen pouze a jen svým významem, nikoliv svou strukturou nebo primární funkcí. V případě, že oční skvrny nabývají v umweltu interpreta významu pravých očí, mluvíme o tzv. homosémiozi (z řec. ὁμός = stejný a σημεῖον = znamení), jenž je definována jako „korespondence struktur, které nabývají téhož významu v umweltu příslušného organismu nebo skupiny organismů nezávisle na jejich původu“ (Kleisner 2008). Homosémioze označuje evolučně imperfektní vztah, ve kterém může docházet k stálému vylepšování či lépe řečeno zdůrazňování významu. Příkladem je řada druhů motýlů, jejichž četné koncentrické struktury na povrchu křídel mohou získat v umweltu určitých adresátů roli očí. Nejvhodnější, očím podobné struktury se dále mohou postupně selektovat a zdokonalovat.

2.2. Morfologická rozmanitost očních skvrn

Celková křídelní kresba motýlů a její jednotlivé vzory, mezi něž patří i oční skvrny, vykazují vysokou strukturální variabilitu. Projevuje se jak na dorsální, tak i ventrální straně předních a zadních křídel. V této mnohotvárnosti nalezneme ovšem některé ustálené formy, jako jsou monochromatická zbarvení, pruhování podél křídelních žilek, transversální pruhování nebo nespecifikované skvrny. Samotná skutečnost, že se v kresbách rozdílných druhů některý motiv opakuje, vybízí ke komparaci a hledání společného jmenovatele. Toho se ujali ve 20. letech 20. století nezávisle na sobě biologové Fritz Süffert v Německu a Boris N. Švanvič v Rusku. Celou šíři kresebných vzorů sjednotili do jednoho *základního stavebního plánu*. U jednotlivých druhů pak pozorujeme kresbu v různém stupni redukce základního stavebního plánu a rozvíjení či kombinaci jeho dílčích prvků. Švanvič charakterizuje základní plán jako abstrakci, v níž vystupují všechny vzory ve své idealizované podobě (Schwanwitsch 1924). Homologizaci jednotlivých kresebných komponent u různých čeledí řádu Lepidoptera nazývá *prototyp*. Prototyp nepředstavuje hypotetického společného předka, ale lze díky němu porovnávat kresby a seřadit je od základních po nejvíce aberantní (Schwanwitsch 1924; Schwanwitsch 1928). Stejný princip použil Süffert (1927), na jehož koncepci *nymphalidního základního plánu* navazují i moderní výzkumy křídelních kreseb (např. Nijhout 1991; Brunetti & al. 2001). Süffertovo schéma (obr. 1.) sestává ze čtyř systémů symetrie, orientovaných kolmo na proximo-distální osu křídla. V evoluci ornamentury motýlích křídel a zvláště pak očních skvrn hraje nejdůležitější roli *centrální systém symetrie* a *řada marginálních oček*.



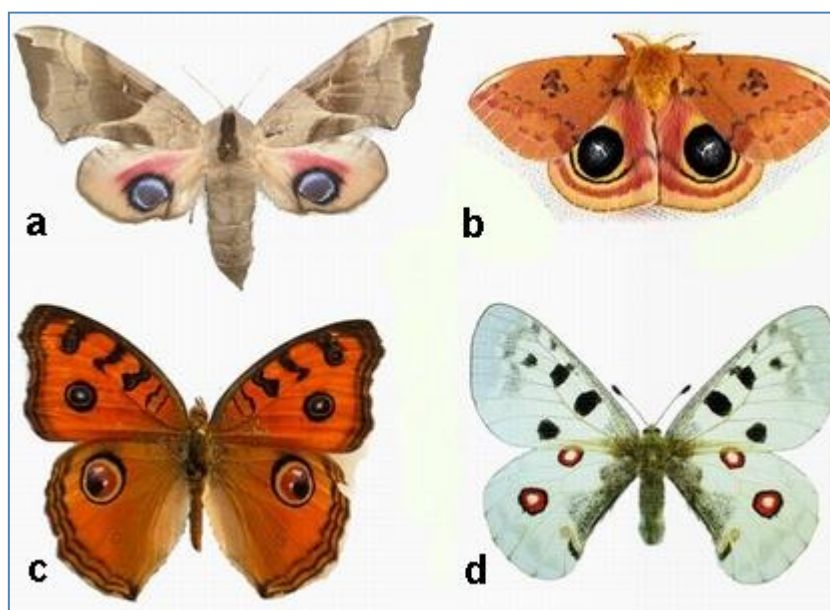
Obr. 1. Základní stavební plán kresby podle Süfferta (1927): **1** – bazální element; **2** – subbazální systém symetrie; **3** – centrální systém symetrie; **a** – diskoidální element; **4** – řada marginálních očí

Oční skvrny motýlů lze klasifikovat do několika skupin právě podle jejich odlišného strukturálního původu. První skupinou jsou oční skvrny u baboček (Nymphalidae) a okáčů (Satyridae), které vznikají v oblasti řady marginálních očí (obr. 2c). Charakter očních skvrn však získávají tato oka až dalším vývojem, který je u různých zástupců obou čeledí často zcela jiný. Důvody, proč lze předpokládat původ těchto očních skvrn právě v této části kresby, uvádí Süffert (1929) v následujících bodech:

- 1) Řada marginálních očí je tvořena skvrnami více či méně dokonalými, jejichž středy leží mezi dvěma křídelními žilkami;
- 2) některá z těchto očí se natolik zvětší, že svým objemem přesahují více křídelních buněk a v extrémním případě pak dochází ke splnutí v jednu velkou oční skvrnu, mající svůj původ v řadě marginálních očí;
- 3) dochází k radiálnímu přemístění očního centra podél středu křídelní buňky buď ve směru k okraji nebo k bázi křídla.

Zejména v případě proximálního posunu se mohou narušit kresebné útvary, pocházející až z centrálního systému symetrie. Druhou skupinu tvoří oční skvrny martináčů (Saturnidae; obr. 2b) a můrovitých (Noctuidae). Vytvářejí se z *diskoidálního elementu*, který je vázán svou polohou na diskoidální žilku a nachází se uprostřed centrálního systému symetrie. K těmto očním skvrnám patří ty vůbec největší a nejbarevnější, utvářené nejčastěji na dorsální straně zadního křídla. Také ony vykazují vysokou variabilitu ve velikosti, barevnosti a pravidelnosti.

Protože leží většinou přímo v ose systému symetrie, formují se spolu s ním, a to tak, že podle velikosti skvrny jsou i okolní linie systému prohnuté, čímž zvětšují výsledný dojem oka. Třetí výraznou skupinou jsou oční skvrny lišajů (Sphingidae), vyskytující se na dorsální straně zadního křídla (obr. 2a). Oční skvrny lišajů pocházejí z částí dvou linií centrálního systému symetrie a tmavého okraje křídla (Komárek 1991). V rámci základního stavebního plánu jsou tyto kresebné elementy paralelní, takže až další modifikací mohlo dojít k vytvoření kruhových tvarů a jejich vyplnění kontrastním zbarvením. Podobně lze popsat i oční skvrny další skupiny, jejímž zajímavým příkladem je jasoň červenooký *Parnassius apollo* (obr. 2d). Původně jediná transversální linie tu může být základem pro oční skvrny. Jejím rozšířením, barevnou modifikací okrajů a rozpadem v místě křídelních žilek vzniká řada skvrn. Některé z nich zaniknou, další se naopak zvětší a dotvoří se v kontrastní kruhové útvary, jež splňují definici očních skvrn. Poslední skupinu očních skvrn není možné přesně vymezit, neboť při formování kresby se zde využívá více způsobů, uvedených u předešlých skupin. Například ve výrazné kresbě babočky paví oko *Inachis io* se na předním křídle nachází oční skvrna vzniklá složením několika elementů, pocházejících dokonce z různých systémů symetrie.



Obr. 2. Příklady morfologické diverzity očních skvrn některých motýlů: **a** – lišaj *Smerinthus planus*; **b** – martináč *Automeris io*; **c** – babočka *Junonia almana*; **d** – jasoň *Parnassius apollo*

2.3. Biologická úloha očních skvrn

Zatímco na vývoji očních skvrn se podílí mnoho faktorů a skvrny vznikají kombinací různých elementů, výsledná funkce těchto jevů je často velice podobná a v mnoha případech identická. Jak uvádí Komárek (1997, s. 137), „selekčnímu tlaku zde podléhá s největší pravděpodobností pouze funkční aspekt kreseb, nikoliv konkrétní uspořádání a proměny kresebných elementů, jejichž vývoj tvoří víceméně autonomní proces, řídicí se vlastními, imanentními pravidly“. Taková pravidla se týkají právě vzniku očních skvrn z různých částí systémů symetrie základního stavebního plánu. Obecně se soudí (např. Stevens 2005), že oční skvrny mají dvě základní funkce, a to (1) zastrašení případného agresora nebo (2) odpoutání pozornosti predátora na jiné části těla. V prvním případě se jedná o oční skvrny větších rozměrů se složitější strukturou a barevností. Druhým typem jsou skvrny menší a méně dokonalé. Často nacházíme i případy očních skvrn, jejichž vysvětlení není jednoznačné a v praxi je obtížně prokazatelné.

2.3.1. Zastrasování

Expozici očních skvrn, jíž se motýl pokouší odradit predátora od útoku, nazýváme zastrasování (*intimidation*) nebo výhrůžné postoje (*threatening display*).¹ Ptáci hledající si svou kořist zaměňují oční skvrny motýlů za skutečné oči svých vlastních predátorů. Útočící pták je zmaten a dalšího pokusu o chycení takové kořisti se již vyvaruje. Experimentálně tento

jev zkoumal A. D. Blest s využitím světelných atrap očí (Stevens 2005). Při krmení ptáků náhle rozsvítil některou z atrap očí a sledoval tak reakce ptáků na různé tvary. Úspěšnost zastrašení přitom rostla s přítomností koncentrických kruhů, středu ve formě duhovky, horizontální symetrií dvojice skvrn, ale také asymetrií jejich středů („šilháním“) nebo napodobením odlesku světla na duhovkách. Většina z těchto znaků se objevuje na velkých očních skvrnách mnoha motýlů, např. *Precis coenia*, *Junonia almana* nebo *Inachis io* (Nymphalidae), rod *Caligo* (Brassolidae), druhy z čeledi Saturnidae a Sphingidae. Jiné pokusy sledovaly reakce predátorů na oční skvrny baboček (Vallin & al. 2005). Babočkám se

¹ Ač v podobně zaměřených pracích není terminologie pro aposematismus zcela jednotná, popisuje často identické jevy. Podrobné historické konotace a objasnění vzniku termínů viz Komárek (2004).

zakrytými očními skvrnami se útoku předejít nepodařilo, kdežto jedinci bez upravených křídel byli ve všech případech úspěšní.

Efekt zastrašení je často zesílen náhlým odkrytím očních skvrn. V klidové pozici jsou křídla složená, a tedy nenápadná, neboť jejich povrch splývá s okolím. Při vyrušení motýla dochází k odhalení očních skvrn (*startling display*). Predátor je tak zahnán nebo samotní motýli využívají momentu překvapení a unikají do bezpečí. Střechovitě složená přední křídla motýlů rodu *Smerinthus* (Sphingidae) zakrývají část křídel zadních, na kterých se nacházejí oční skvrny. Po jejich odkrytí motýli navíc zadními křídly rytmicky pohybují, a tak dodávají celému jevu dojem pohybu skutečných očí (Stevens 2005). Jiné druhy převážně z čeledi Nymphalidae skládají křídla nad sebe a odhalují svrchní kresbu se skvrnami na všech křídlech. Naproti tomu motýli rodu *Caligo* mají oční skvrny na ventrální straně křídel, které jsou v klidu složené nad tělem jako u baboček, tudíž jsou bezprostředně viditelné. Jev je vysvětlován i jako nápodoba druhu žáby, přirozeného predátora motýlích nepřátel – ještěrek rodu *Anolis* (Stevens 2005).

Náhlé odkrytí očních skvrn či jiných nápadných vzorů nazýváme *flash display* či *fulgurace* (z angl. *flash* a lat. *fulgor*, blesk). Užitím těchto termínů se klade důraz na kontrastní zbarvení kresby, nikoliv na její tvar. Útočící pták tu nereaguje na oči, a je tedy zmaten pouhým nápadným signálem (*conspicuous signal*). Někteří autoři (např. Stevens 2005) proto přisuzují očním skvrnám pouhý význam tzv. neofobie (*neophobia*). Podle tohoto názoru si ptáci navíc po první zkušenosti s novým a nečekaným jevem začínají na oční skvrny rychle zvykat a ty pak na ně časem přestávají působit jako hrozba. Význam dokonalého zobrazení očí obratlovce by v této úvaze postrádal své opodstatnění. Zůstala by tedy otázka, z jakých důvodů se u mnoha různých motýlů vyvinula právě tak složitá ornamentura, pokud má fungovat na stejném principu jako fulgorace například červeně zbarvených zadních párů křídel některých sarančat.

2.3.2. Deflekce útoku

Oční skvrny, které jsou menší i méně kontrastní, zato však většinou přítomné ve vyšším počtu, mohou fungovat jako atraktor útoku ptáků na méně citlivá místa motýlího těla. Oční skvrny tedy odklánějí útok jinam, dále od životně důležitých orgánů. Pro toto vysvětlení se užívá termín *deflekce*, jenž znamená právě „odklonění“. Dalšími používanými výrazy se jen jinak opisuje a zdůrazňuje stejná funkce – odklání, směřování (*directive*

marks) a zachytávání útoku či pohledu (*Blickfänger*). Jejich pozice na křídlech se nachází skutečně na vnějších okrajích, proto se také skvrny nejčastěji utvářejí z řady marginálních oček. Takové skvrny najdeme u mnoha druhů čeledí Nymphalidae a Satyridae. Deflekční roli očních skvrn lze prokázat díky přítomnosti tzv. *beak marks*, které svědčí o útocích na okrajové části křídel motýla. Z většiny pozorování vyplývá, že se tyto stopy vyskytují právě u druhů s očními skvrnami blízko okraje křídel. Odklonit útok se zpravidla podaří motýlům s větším počtem očních skvrn a s větší symetrií těchto skvrn. Taktéž početnější a pravidelnější očka mají motýli aktivnější v letu a druhy žijící převážně na otevřených lokalitách (Merckx & Van Dyck 2002). Některé organismy využívají k deflekcí útoků predátora nápodobu celé hlavy na opačné části těla (*false head*). Posteriošní části zadních křídel tvoří kresbu hlavy s očními skvrnami u báze falešných tykadel, jež jsou ve skutečnosti ostruhami motýlích křídel (Robbins 1981). Útočícího predátora zároveň překvapí opačný směr úniku motýla, než vzhledem k orientaci falešné hlavy očekává.

Někteří autoři (Breuker & Brakefield 2002) naproti tomu přisuzují očním skvrnám několika druhů podstatnou roli při výběru samců samicemi. Uvádějí příklad očních skvrn na dorsální straně křídel motýla *Bicyclus anynana*, které nejsou při útoku exponované. Samice tohoto druhu mají preferovat samce s tmavšími a většími skvrnami.

2.4. Některé další příklady očí a očních skvrn

Oční skvrny nenacházíme pouze na motýlích křídlech. S analogickými útvary se setkáme i u jiných řádů hmyzu, na šupinách ryb, perech ptáků či dokonce srsti některých savců. I larvální stadia motýlů utvářejí dokonalé falešné hlavy s očními skvrnami. Právě oči některých ryb (např. *Chaetodon capistratus*) jsou dokonale maskovány, zatímco oční skvrna nacházející se v blízkosti ocasní ploutve výrazně dominuje celkovému zbarvení organismu. Zajímavým povrchem vyniká australská agama *Moloch horridus*, která při napadení skrčí hlavu pod přední nohy, přičemž se dvojice jejích kožních derivátů na svrchní straně krku může jevit predátorovi jako falešné oči (Pianka & Pianka 1970). Kresby očí se nacházejí na přední i zadní straně rozšířené krční části těla kobry indické (*Naja naja*) a slouží k zastrašení cibetkovitých šelem. Kresba někdy naznačuje kontury celého obličeje, komu má však patřit, se blíže nespecifikuje (Coss 1968).

Také skutečné oči, nejruznějším způsobem zvýrazněné jsou důležitým komunikačním prostředkem u některých živočichů. Mohou být součástí mimiky obličeje, kdy přimhouření, zmenšení až zavření očí znamená výraz důvěry. Vzrušení nebo rozčilení zase naznačují rozšířené zorničky. Sýkořice, pěnice, volavky a vlhy zužují při námluvách zorničky, aby tak vynikla barva žluté nebo červené duhovky. Kvakoš noční (*Nycticorax nycticorax*) tímto způsobem exponuje žlutou duhovku, aby na sebe při námluvách upoutal pozornost, zatímco jeho blízce příbuzný volavčík člunozobý (*Cochlearius cochlearius*) dosahuje stejného efektu zatažením bíle zbarvené mžurky. Opice mangabej rudohlavý (*Cerocebus torquatus*) při ohrožení přimhouří oči a sklopí víčka, čímž odkryje výrazně bíle kontrastující plochu s okolní tmavě zbarvenou srstí a snaží se tak zaplašit „šokovaného“ protivníka (Koenig 1975, s. 77-79). Koenig na stejném místě referuje i o spíše anekdotickém případě mezidruhově komunikace, kdy si pošťák pravidelně napadaný jedním jezevčíkem, připevnil na obě nohavice atrapy dvojice očí. Od té doby se už pes neodvážil zaútočit. Podle vlastních zkušeností popisuje chování chřástalů na Neziderském jezeře, které od něj přijímali potravu, ovšem jen pokud směřoval pohledem jinam nebo měl zavřené oči.

2.5. Kulturní specifika a způsoby znázornění očí

Princip zastrašení, úleku či zmatení je rozšířen také u různých světových etnik. Varovné znamení v podobě očí je zde jasně adresované nezvanému či nechtěnému. Možnost uhranutí přímým pohledem (*böser Blick*) se často zvyšuje použitím excesivních masek, amuletů, soch či jiných výrazných zobrazení (Koenig 1975, s. 103). Podobně jako u očních skvrn živočichů tu jsou oči zvýrazněny několika koncentrickými kruhy, kontrastně od sebe oddělenými. Některé analogické motivy, mezi něž patří i masky s velkýma očima, vystupují na různých, kulturně a geograficky si vzdálených místech v přibližně stejném období – drak v Číně a u Aztéků, ale také v nedávné minulosti u tzv. primitivních národů západní Afriky (Coss 1968). Obraz očí jakožto lidský artefakt představuje jeden ze základních motivů v kultuře, jehož význam může být často analogický funkcím očních skvrn u motýlů: zastrašování, odvedení pozornosti na sebe (deflekce), imponování. Například africká maska s velkýma očima a jakýmsi mohutným vousem má zahánět cizince, ženy a malé děti od iniciačních rituálů mužů (Coss 1968). „Deflektivně“ působí boží oko či symbolika očí

v reklamě, adresáta by tak oko mělo spíše atrahovat než pouze děsit. V prvním případě odklání pozornost od věcí profánních, v druhém je směr v zásadě opačný.

Jak uvádím na příkladu rituální africké masky, je výraz masek a tedy i jejich sémantický význam ve velké míře ovlivněn právě znázorněním očí. Etnické masky jsou však fenoménem svého druhu, na nějž nelze uplatnit pouze kritéria z oblasti biologických mimikry. Na základě rozboru a interpretace charakteru masek, který pomocí srovnávací mytologie provedl Lévi-Strauss (1996), lze klasifikovat masky do několika skupin podle toho, jakým způsobem mají akcentované oči: některé z masek mají běžné škvíry pro oči, jiné mají oči zaslepené nebo překryté, jiné naopak zvětšené, vypouklé či dokonce odstávající jakoby na stopkách. Každý z výrazů jiným způsobem odkazuje na vnitřní stav nositele masek. Můžeme proto ve shodě s portmannovskou terminologií označit oči masek jako prostředek sebe prezentace niternosti jejich nositele nebo identity, jíž má maska zpodobňovat. Podle Rosmana & Rubela (1995, s. 232) oči znázorňují různé typy pohledů a zrakových schopností.² Masky s běžnými škvírami na oči znázorňují normální pohled, zatímco zaslepené oči masek znamenají usebrání, pohled dovnitř, introverzi, snění či vzpomínání. Masky indiánských severoamerických indiánů se zvýrazněnými očima mají vyjadřovat nadpřirozené vizuální schopnosti jako je jasnozřivost, jasnovidnost, schopnost nočního vidění, pohled do budoucnosti nebo telepatické schopnosti - přitáhnutí vzdálených věcí pohledem (Lévi-Strauss 1996, s. 178-179). Problém jednoznačné klasifikace významu masek se odvíjí od změny identity jejího nositele a tudíž významu, který maska má jak pro něj samotného, tak pro celou společnost, v níž se masky používají. Masky lze totiž rozdělit do několika skupin podle toho, jak pracují s identitou nositele: 1) maska mění identitu; 2) maska zakrývá (předstírá) identitu; 3) maska identitu odkrývá; 4) maska uchovává identitu (Erban 2006). Již z tohoto výčtu vyplývá, jak komplikované může být přiznat očím na maskách konkrétní význam. Oči na maskách představují proto složité sémantické pole, jež by si zasluhovalo samostatné vědecké zpracování.

Na druhou stranu možnost oči nejrozumnějšími prostředky znázorňovat a napodobovat plyne často také z jejich jednoduchého tvaru. Koenig (1975, s. 73) uvádí, že právě první dětské kresby jsou kruhové a primitivní stavby lidských obydlí mají také kruhový tvar. Jak jsme viděli i na případě očních skvrn některých motýlů (např. Satyridae), odvíjí se jejich tvar z původních marginálních oček. Zároveň kruhový tvar na sebe nejsnáze upoutává pozornost, proto se zdá ideálním právě pro sémantické orgány nebo sémantické lidské artefakty (viz

² Tématice pohledu lidských očí se věnuje kap. 3.3.

např. světla semaforů). Podle Koeniga (1975, s. 74) se lidská pozornost nejlépe soustředí na kruhovou formu s kontrastním středem a soustřednými kružnicemi.³ Nápadnost kulatých tvarů potvrzují i vyšší reakce batolat na hračky kulatých rozměrů (chraštítko), které se vyrovnají reakcím na matčiny oči. Patnáct měsíců staré děti zase věnovaly největší pozornost takovým předváděným figurkám, které měli nápadné oči (Koenig 1975, s. 74).

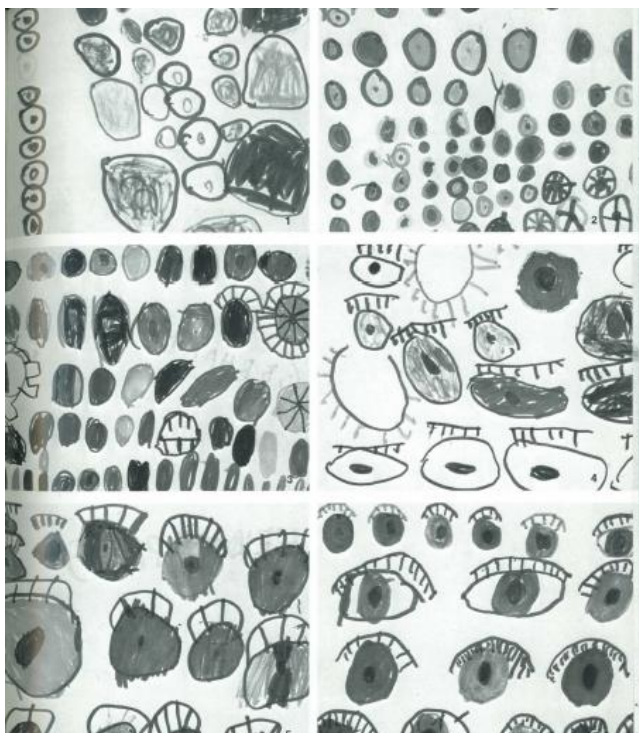
2.5.1. Dětské kresby očí

Také obrázky samotných dětí se soustředí na základní aspekty očí – tvar kruhu a výraznou barevnost. Koenig (1975) nechal nakreslit několika věkovým skupinám dětí oči, tak jak samy chtějí (obr. 3.). Bylo zcela na jejich rozhodnutí, jaké prostředky a barvy zvolí. Mladší děti dávaly přednost výrazným barvám a velkým kulatým očím, přičemž celé oko se sestávalo v podstatě jen z barevné duhovky. Teprve děti kolem 6 let věku si všímaly i dalších anatomických znaků jako jsou řasy, bělmo, protáhlý tvar oka nebo zornička.

V pražské mateřské školce kreslily tříleté děti portréty, na nichž znovu výrazně akcentovaly barvu očí (obr. 4.). Ve většině případů bylo oko kulaté, celé vybarvené a bez jakýchkoliv jiných detailů. Oči pak dominovaly celému obličejí, méně nápadná byla ústa, nos, uši i vlasy.

Z těchto kreseb můžeme odvodit velký význam očí jakožto sémantického orgánu, který má důležité místo v dětské představivosti. Jsou to právě oči, s kterými se dítě setkává v počátcích komunikace se svým okolím, především s matkou. Významnou roli zde hraje barva očí, která takto v dětském věku fixovaná možná sehrává i podstatnější úlohu v pozdějším lidském rozhodování a chování (blíže viz kap. 3.4.4.).

³ Ze stejných důvodů mají Američané své „bouráky“ opatřené zadními kruhovými světly s kontrastním středem (Koenig 1975, s. 74).



Obr. 3. Dětské kresby očí (podle Koeniga 1975): rozdílné abstrakce čtyřletých (vlevo uprostřed) a šestiletých děvčat (vpravo dole)



Obr. 4. Portréty malované tříletými dětmi

3. Lidské oči

Organismy mají různě dokonale uzpůsobené smyslové orgány pro recepci svého okolí. Pro orientaci a komunikaci slouží zvláště u vyšších obratlovců oči, které zajišťují vnímání zrakem. Zrak je jistě smyslem výjimečným, a to hned z několika důvodů. Pomocí vidění vstupuje do mozku poměrně komplexní informace o intenzitě světla, barvě, tvaru, vzdálenosti a pohybu vnímaného. Samozřejmě že ne všechny možnosti a výhody, které představuje vnímání pomocí zraku, jsou výlučné a jinými smysly nenahraditelné. U některých organismů, např. netopýrů hraje nezastupitelnou roli echolokace, do jisté míry zrak supluje a v některých směrech jej kvalitativně překonává. Dalším důvodem výjimečnosti zraku je stavba orgánu, který je výše uvedeným skutečností přizpůsoben a umožňuje toto široké informační pole zpracovat. V průběhu evoluce se oko vyvinulo hned několikrát nezávisle a dokonalosti dosáhlo v podobě komorového oka obratlovců a analogicky utvořeného oka hlavonožců a medúz skupiny *Cubozoa*. Mnoho obratlovců navíc dokáže vnímat trojrozměrný prostor díky binokulárnímu vidění: obě oči jsou namířeny dopředu a obrazy, které vnímají, jsou v mozku skládány v jeden.

Člověk patří právě do skupiny organismů, pro niž je zrak nejdůležitějším smyslem – přijímá jím až 80% veškerých informací. Lidské oko je však výjimečné ještě v jednom zásadním bodě. U zástupců druhu *Homo sapiens* nabývá na významu sémantický význam očí. V porovnání s jinými obratlovci, a to včetně blízkých příbuzných z čeledi *Hominidae*, jsou viditelná část očí a jejich okolí, tzv. krajina kolem očí strukturovány výrazně odlišným způsobem. Lidské oko jakožto nositel významu je charakterizováno několika jedinečnými vlastnostmi: svou specifickou stavbou, morfologií, barvou duhovky, z dálky viditelným pohybem očí a zapojením do celkového kontextu obličeje.

3.1. Anatomie očí

Jestliže uvažujeme význam očí jako sémantického orgánu, je také nezbytné uvědomit si specifika anatomické stavby lidského oka a funkci jeho jednotlivých částí.

Komorové oči jsou uloženy v očníci, viditelná je tak jejich přední část. Oko má tvar téměř pravidelné koule, skládající se z několika strukturně i funkčně rozdílných částí. Na povrchu je bělima (*sclera*), bílá vazivová blána, která zabírá až 4/5 povrchu oční koule. Na scleru se upíná šest okohybných svalů, které společně s ideálním kulovitým tvarem oka umožňují pohyb orgánu do stran a zaměření pozornosti požadovaným směrem. Tato nikterak překvapující skutečnost je však důležitá i pro větší sémantický potenciál lidských očí, jak bude řečeno dále. Sclera je v dětském věku zbarvená do modra, ve stáří žloutne díky zrnkám tuku, jež se v ní ukládají. Vpředu na scleru nasedá průhledná rohovka (*cornea*) ve tvaru hodinového sklíčka. Protože je pravidelně zvlhčována exkrecí slz na povrch oka a jejich rozetřením očními víčky, jeví se její plocha lesklá. Za corneou se nachází duhovka (*iris*) tvořená pigmentovanou přední a zadní vrstvou, z nichž přední vrstva (*stroma*) je mezodermálního původu a zadní ektodermálního. Uprostřed duhovky je zornice (*pupilla*). Tímto okrouhlým otvorem prochází světlo dále přes čočku (*lens*) do oka, kde dopadá na sítnici (*retina*). Stroma duhovky se skládá z kolagenních a elastických vláken, mezi nimiž je hladké svalstvo a cévy. ~~Zadní list duhovky obsahuje v dvouvrstevném epitelu barvivo melanin určující podle intenzity a hloubky uložení její zabarvení.~~ Pigmentace duhovky zabraňuje průchodu světla jinak než zornicí. Svalovina v duhovce pak způsobuje efekt clony – v závislosti na denním osvětlení rozšiřuje nebo zužuje otvor zornice. Zornici obepíná asi 1 mm široký pruh tmavší barvy, neboť v tomto místě zadní, silně pigmentovaný list duhovky překrývá stroma. Duhovka, ciliární tělísko (jehož hladká svalovina umožňuje akomodaci čočky) a dozadu pokračující cévnatka (*choroidea*) tvoří dohromady *uveu*. Uvea, v starší literatuře označovaná také jako živnatka, obsahuje velké množství cév a pigmentu.

Oči většinou nevnímáme odděleně od jejich bezprostředního okolí. Lidský obličej je složen ze tří výrazných částí, a to krajinou kolem očí, krajinou kolem úst a nosní partií. Oční krajinou nazýváme prostor očníce, v níž je uloženo oko, a její nejbližší okolí, ohraničené superiorně obočím. Spodní část pak volně přechází v tvář. Oční krajina je prohloubená, nad očima jsou výraznější nadočnicové oblouky s obočím. Kromě řas je právě obočí (*supercilium*) jediným zbytkem osrstění v této části obličeje, mj. zdůrazňující mimické pohyby celého obličeje. Párový výběžek kůže, oční víčka (*palpebrae*) chrání oko před mechanickým podrážděním, regulují intenzitu dopadajícího světla a pomáhají roztírat slzný film po povrchu oka. K lepšímu roztírání slz a ochraně slouží spojivka (*tunica conjunctiva*), která sahá přes spodní stranu obou víček až na bulbus. U vnitřního koutku očí je někdy patrná část spojivky, tzv. poloměsíčitá řasa (*plica semilunaris*), jež je rudimentem po třetím víčku, mžurce. Na víčkách se jeví spojivka jako narůžovělá, zatímco v místě, kde

přiléhá na scleru je zcela průsvitná. V proximálním koutku spojnice vrchního a spodního víčka se nachází slzný kanálek, zajišťující exkreci slz (*lacrimae*).

V oblasti oční krajiny a v jejím nejbližším okolí se nachází několik svalů, které se podílejí na mimickém výrazivě člověka. Základním mimickým svalem v této oblasti je okružní sval oční (*musculus orbicularis oculi*). Umožňuje mrkání, uzavření oční štěrby, přitlačení víček k oku a také pomáhá exkreci slz. Sval *levator palpebrae superioris* pak zdvihá horní víčko. Stahovač obočí (*m. depressor supercilii*) stahuje vnitřní část obočí směrem dolů, zatímco *m. corrugator supercilii* posouvá obočí ke středu, následkem čehož se mohou později tvořit na kůži kořene nosu svislé rýhy. Ve svalstvu lebeční klenby umožňuje lebeční sval při jemné kontrakci pohyby očí a „krabatění“ kůže na čele.

3.2. Tvary očí

Lidské populace se poněkud liší ve vnější morfologii očí. Oční štěrbina se rozlišuje na čtyři základní tvary: vřetenovitý, polovřetenovitý, mandlovitý a polomandlovitý. První dva typy jsou charakteristické pro evropskou populaci a druhé dva pak pro populaci asijskou. Nápadné rozdíly najdeme ve vertikální šířce oční štěrby, kterou představuje vzdálenost mezi oběma víčky při otevřených očích zaostřených do dálky. Velikost štěrby se klasifikuje jako úzká, střední nebo široká. Šikmé oči najdeme u severních asijských populací, kdežto oči široké většinou u populací afrických. Druhotně ovlivňují morfologii očí také okolní obličejové znaky. Např. příliš nízký kořen nosu dospělých lidí, který je nápadný u Kalmyků, zdánlivě rozšiřuje vzdálenost mezi očními koutky (Blažek & Trnka 2009, s. 67). Typická morfologie očí může mít za následek stereotypní označení odlišných kultur (šikmoocí).⁴

Epicanthus, kožní záhyb ve vnitřním koutku oka, který překrývá jinak viditelné vyklenutí spojivky *caruncula lacrimalis*, se vyskytuje v různé míře mezi populacemi zejména centrální, východní a severní Asie. Odtud také jeho alternativní označení „mongolská řasa“ (*plica mongolica*). Vyskytuje se i ojediněle u dětí evropské populace, ale do dospělosti se nezachovává. Úzké oční štěrby, tukem vystlané tváře zvláště v oblasti očnice a *epicanthus* jsou adaptacemi na extrémně chladné podnebí (Blažek & Trnka 2009, s. 68).

⁴ Číňani zase Evropany nazývají *dazi*, „nosatci“ (Blažek & Trnka 2009, s. 67).

Určité odlišnosti najdeme i v morfologii očí obou pohlaví. Protože mají muži relativně výše položený hřbet nosu a typický tvar nadočnicové části čela, zdají se být mužské oči více zapadlé, resp. uložené ve větší hloubce. U žen hřbet nosu výrazně nevystupuje, a proto se oči jeví jako nápadnější. Již v kojeneckém věku lze také identifikovat pohlaví dítěte podle typických znaků v obličeji, který je u mužů širší s menšíma očima a níže položeným obočím.

3.3. Pohled

Okohybné svaly nám umožňují dívat se očima nezávisle na pohybech hlavy. Pozorování okolí je tak snazší a efektivnější (i když s možnostmi chameleónů těžko srovnávat). Neméně důležitá a pro sémantiku očí zásadní je druhá strana mince této výhody pohybu. Nejen že se nám okolí lépe pozoruje, ale také jsme ze svého okolí snadněji pozorovatelní. Abychom byli nápadnější, samotný pohyb očí by k tomu nestačil. Možnosti vnímat oči a jejich pohyby, tedy jednoduše řečeno směr pohledu vděčíme výraznému kontrastu duhovky a sclery. Duhovka, ať už je jakékoliv barvy, výrazně kontrastuje jakoby na pozadí jasně bílé sclery (srv. také český termín „bělímá“). Ta je navíc v kontrastu s tmavší pigmentovanou kůží obličeje. V tomto prostoru se tedy neustále vytváří dynamický obraz pohybu očí. Vedle barvy duhovky jsou to hlavně dvě kontrastní hranice (duhovka-sclera-kůže) a pohyb očí, co vytváří svébytný sémantický orgán – lidské oko.

Viditelná sclera představuje v živočišné říši vzácnou výjimku. Pouze lidé mají výrazně exponovanou bílou scleru chráněnou průsvitnou spojivkou (Kobayashi & Kohshima 1997). U dalších živočichů není sclera buď vůbec vidět, nebo obsahuje různé množství pigmentace, která může být i přítomna i ve spojivce a epitelu rohovky. Z komparace viditelné části očí 91 druhů primátů a člověka zjistili Kobayashi & Kohshima (2001), že pouze dva druhy makaků *Macaca sylvanus* a *M. nemestrina* mají světle hnědou scleru (ovšem vizuálně hraničící s okolní světle hnědou kůží) a u dvou druhů tamarinů *Saguinus midas* a *S. labiatus*, kočkodana *Callithrix argentata* a *Callimico goeldii* lze spatřit bílou část sclery v koutku očí. Při pohledu zepředu na obličej člověka a orangutana (*Pongo pygmaeus*) je vidět u lidí až třikrát větší část sclery než je tomu u pralesního lidoopa (Kaplan & Rogers 2002). Schopnost lépe pozorovat a zároveň větší nápadnost lidských očí je dána také specifickou morfologií. Oproti lidoopům jsou naše oči výrazně horizontálně protažené a ve srovnání s celkovou velikostí těla proporcčně větší (Kobayashi & Kohshima 2001). Tmavé zbarvení viditelné části

očí u opic (pigmentace sclery, skrytá sclera, menší rozměry očí) je vysvětlováno jako adaptace pro nenápadný způsob života. Kryptické zbarvení očí neprozrazuje směr pohledu a zlepšuje tak šance na únik před predátorem (Kobayashi & Kohshima & 2001). Kromě člověka najdeme kontrastní zbarvení očí umožňující sledovat směr pohledu jen u lemura (rod *Varecia*), u kterého se světlá duhovka vyjímá na pozadí tmavě pigmentované sclery a srsti (Kobayashi & Kohshima 2001).

Adaptivní význam exponované bílé sclery u lidí popisují ve své studii Tomasello & al. (2007). Pro člověka je od narození důležitá komunikace s rodiči tvář v tvář, z očí do očí. V porovnání s mláďaty lidoopů, kteří byli vychováni lidmi, se děti dívají do tváře dospělých (v roli rodičů/vychovatelů) až dvakrát déle (Carpenter & al. 1995). Sledovat pohyby očí může ulehčit komunikaci s dítětem, u dítěte pak usnadnit interakci s dospělými, urychlit porozumění a učení (Tomasello & al. 2007). Podle některých studií (např. Kaminski & al. 2004) jsou šimpanzi nebo jiné druhy lidoopů schopni normálně rozpoznat orientaci lidského těla, ale nevšímají si otevřených nebo zavřených očí. Naproti tomu již jednoleté dítě je schopno sledovat pohled jiného člověka na vzdálenější předměty (Carpenter & al. 1998).

Tomasello & al. (2007) v dvou oddělených studiích porovnali chování 19 lidoopů, většinou dospělých jedinců druhů *Pan troglodytes*, *P. paniscus* a *Gorilla gorilla* a 40 dětí (20 ve věku 12 měsíců a 20 ve věku 18 měsíců). V obou pokusech sledovali zúčastnění jedinci experimentátora ve čtyřech odlišných pozicích: 1) nakloněná hlava ke stropu a zavřené oči; 2) hlava rovně a oči směřující ke stropu; 3) hlava i oči směřující ke stropu; 4) hlava i oči rovně, namířené na účastníka pokusu. Reakce na pohyby experimentátora autoři studie nahráli na video. Opice sledovali jak pohyb hlavy, tak pohyb očí, ovšem hlava byla daleko silnějším faktorem. Opice reagovali na pouhé naklonění hlavy, kdežto pohyb očí většinou zaznamenali, jen pokud se experimentátor otočil ke stropu i celou hlavu. Na reakce dětí měly vliv také oba faktory (hlava i oči), ale nejdůležitější byly právě pohyby očí. Zatímco vliv pohybu očí byl statisticky signifikantní, u naklonění hlavy tomu tak nebylo. Děti reagovaly třikrát častěji na pouhý pohled očí než na naklonění hlavy se zavřenými očima (opice přesně naopak).

Jestliže jsme schopni vnímat směr pohledu už od raného dětství, je dosti pravděpodobné, že i v pozdějším věku má tento fakt svoji nezastupitelnou úlohu. Opice a většina dalších živočichů směr svého pohledu nedávají najevo - jejich pohled je možné označit za skrytý („kryptický pohled“). Tomasello & al. (2007) se domnívají, že nápadnému pohledu předcházela už nějaká forma kooperace. Ve skupinách, které by soutěžily např. o zdroj potravy, by směr pohledu ostatním vyzrazoval mnoho důležitých informací a mohl by tak zvýšit konkurenci o nalezený zdroj potravy. Proto autoři navrhuji hypotézu

tzv. spolupracujících očí (*cooperative eye hypothesis*). Ta předpokládá právě vyšší míru kooperace u lidí díky sledovatelnému pohledu očí a zároveň podmínku, že se výhody nápadného pohledu mohou objevit jen ve skupině spolupracujících jedinců. V pokusu se šimpanzi (Hare & Tomasello 2004) byli opice v několika zadaných úlohách mnohem úspěšnější, pokud mezi sebou soutěžili, než když měli spolupracovat. Právě opačně se zachovaly dvouleté děti (Herrmann & Tomasello 2006).

Oči se u lidí (narozdíl od opic) podílí na vyjádření emocí a mají nezastupitelnou úlohu v mimické komunikaci (Tomasello & al. 2007; Baron-Cohen & al. 1997; Baron-Cohen & al. 2001). Jako prostředek sociální komunikace nejsou pohled očí (oční kontakt) schopni vnímat autistické děti (např. Senju & al. 2003). Pohled očí může mít i řadu dalších významů, např. v náboženství, v boji, ve sportu nebo při různých společenských hrách. Tomasello (2007) své objevy publikoval i v denním tisku⁵, v němž článek otevírá citací amerického plukovníka Williama Prescottta před jednou z bitev během Americké války za nezávislost. Prescott vyzývá své vojáky, aby nezaútočili, dokud neuvidí bělmo svých nepřátel. ("Don't one of you fire until you see the whites of their eyes.") Zejména v basketballu je zase oblíbeným trikem přihrávka neočekávaným směrem, tedy jinam, než kam je zaměřen hráčův pohled (*no-look pass*). Černé brýle skrývají myšlenky a emoce hráčů pokeru nebo jiných společenských her. Stejně tak mohou skrývat oči nejen před sluncem, ale i před okolím tak, aby majitel brýlí nebyl sledován, ale naopak mohl nepozorovaně sledovat své okolí.

Různé emoční stavy si často spojujeme s určitým typem výrazu ve tváři. Výraz většinou interpretujeme vždy stejně podle zažitého vzorce (smích = radost, mračení = zlost). Výraz tváře druhých lidí nám prozrazuje jejich vnitřní pocity. Na takto vyjádřené emoce můžeme ihned adekvátně reagovat a zabránit případným nedorozuměním. Podle nedávno publikované studie (Jack & al. 2009) je vyjádření řady emocí podmíněno specifickým kulturním kontextem. Asiaté nebyli schopni rozlišit výrazy pro strach a zhnusení, o kterých se domníváme, že jsou univerzálně pochopitelné. Zatímco se v západní civilizaci soustředíme rovnoměrně na výrazy celého obličeje, Asiaté si všímají zejména oblasti kolem očí. V případě sledování emocí ve tváři, jejichž výrazové prostředky jsou založeny např. na tvaru úst, se interpretace Asiatů značně rozcházejí. Kulturní specifika se promítají i do současného způsobu vyjadřování tzv. emotikony – grafickými symboly emocí. Chce-li Japonec vyjádřit radost, smutek nebo překvapení, zvýrazní pokaždé oči. Evropanům naproti tomu stačí naznačit potřebný tvar úst (tab. 1.).

⁵ Tomasello, M. For Human Eyes Only. New York Times (online). 2007-01-13

	radost	smutek	překvapení
Asie	(^_^)	(;_;) nebo (T_T)	(o.o)
Evropa	:-)	:-(:-O

Tab. 1. Kulturní specifika grafického znázornění emocí

3.4. Barva očí

3.4.1. Uložení pigmentu

Barva duhovky, zjednodušeně označovaná jako barva očí se pohybuje ve škále od světle modré až po tmavě hnědou. Obvykle se barvy uvádějí v následujících kategoriích: modrá (blue), šedá (grey), zelená (green), žlutá (yellow), ořechově hnědá (hazel), světle hnědá (light brown), tmavě hnědá (dark brown) (např. Sturm & Frudakis 2004 nebo Little & al. 2003). Světlé oči se vyskytují až na výjimky v evropské populaci, přesněji řečeno u lidí původem z Evropy. Barevné varianty duhovky kromě přibližně konstantní hnědé nenajdeme u východoasijských a afrických národů a původních národů obou Amerik a Austrálie (Sturm & Frudakis 2004; Frost 2006). Vysoká rozmanitost v barvě očí, ale i v barvě vlasů (i.e. ochlupení) je charakteristická právě pro Evropu, přičemž světlé barvy dominují v oblasti Pobaltí a severní a východní Evropy vůbec (Beals & Hoijer 1965; Frost 2006). Tyto údaje nejsou do jisté míry nikterak překvapující a objevné. Musíme však brát v úvahu, že detailnější závěry týkající se distribuce těchto znaků v sobě mohou skrývat určité nepřesnosti a zavádějící zevšeobecnění. Frost (2006) ve své studii vychází z poměrně starých a nedůvěryhodných zdrojů, což v zásadě neuvádí. Naopak, aby demonstroval konkrétní rozšíření světlých očí a ochlupení v Evropě, přikládá celkem podrobné mapy geografického výskytu obou znaků, ke kterým však chybí zdrojová data⁶.

⁶ Zdrojová data opravdu chybí, jak sám Frost (2008) uvádí na vlastním antropologickém blogu. Původní zdroje jsou ještě předválečné a v nich obsažené údaje patrně pochází ze seznamů vojenských rekrutů a školních záznamů. Podobné mapy jako používá úvod do antropologie Bealse a Hoijera (1965), z kterého Frost čerpá, najdeme už v knize amerického antropologa C. S. Coona *The Races of Europe* (1939) a v monografii švédské provenience *The Races and People of Europe* (Lundman 1977). Právě pouze Lundman odkazuje k původním datům, které jsou však úctyhodně staré (Ripley 1900; Struck 1922; Virchow 1876).

O barvě očí rozhoduje druh melaninu a zejména jeho množství a způsob uložení. Melanin, polymer absorbující světlo generují buňky melanocytů vyskytující se v oblasti uvey. Duhovka melanin obsahuje v obou svých vrstvách. Vnitřní vrstva sestává z kvádrotvých, těsně k sobě přiléhajících pigmentovaných buněk. Označuje se jako pigmentovaný epitel duhovky (*iris pigment epithelium*, IPE). Vnější vrstvu, stroma, jak už bylo výše uvedeno, prostupuje pojivová tkáň, fibroblasty a melanocyty. Ty mají stejný embryogenetický původ jako melanocyty pokožky. Melanin vzniká v speciálních buněčných kompartmentech, melanosomech. Hnědá duhovka obsahuje v melanocytech stromatu velké množství melaninu, naproti tomu v melanocytech modré duhovky jich je relativně málo (až o 70% nižší koncentrace) (Prota & al. 1998). Struktura takové duhovky pak více rozptyluje krátkovlnné modré světlo (Sturm & Frudakis 2004). Barvu duhovky tedy ovlivňuje počet, hustota, rozložení a kvalita pigmentu melaninu, resp. intracelulární pozice, tvar a velikost melanosomů (Prota & al. 1998, Sulem & al. 2007). Spodní vrstva duhovky (IPE) téměř nerozhoduje o výsledné barvě, protože obsah melaninu v této vrstvě je přibližně stejný u každého barevného typu očí. Výjimkou jsou lidé postižení albinismem, u nichž se barva duhovky jeví jako růžová až červená. Vzhledem k absenci melaninu u albinotických jedinců tak prosvítá až na povrch hustá síť kapilár IPE, jinak díky pigmentaci nezřetelná. Melanin se v duhovce vyskytuje ve dvou formách: hnědo-černý pigment *eumelanin* a červeno-žlutý *feomelanin* (Sturm & Frudakis 2004). Každá z barevných verzí duhovky může obsahovat i tmavší pruh kolem pupily, různé druhy aberací jako rýhy (krypty), mateřská znaménka, bílé body a jiné strukturální odlišnosti. Většina z těchto jevů není ještě dostatečně vysvětlena (Sturm & Frudakis 2004).

3.4.2. Základní přehled genetické podmíněnosti barvy duhovky

Už od dob samotných počátků genetiky byla barva očí uváděna jako jeden z názorných příkladů mendelovské dědičnosti monomorfního znaku (Davenport & Davenport 1907). Hnědá barva očí byla považována za vždy dominantní proti modré barvě, která se projeví jen u recesivních homozygotů pro daný znak. Jedinci s modrými očima by tudíž měli mít také pouze modrooké potomky. Tento názor, ač je chybný, všeobecně přetrvává zejména ve středoškolské biologii jako ilustrativní příklad mendelovské dědičnosti (Sturm & Frudakis 2004). Jak Sturm & Frudakis poznamenávají, modrookým biologickým rodičům se může narodit i dítě hnědooké. Z dosud publikovaných prací (Eiberg & Mohr 1996, Duffy & al.

2004, Zhu & al. 2004, Sturm & Frudakis 2004, Duffy & al. 2007, Sulem & al. 2007, Kayser & al. 2008, Liu & al. 2009) vyplývá, že za barvou očí stojí více genů, jež tento znak v různé míře ovlivňují. Jedná se tedy o polymorfni znak.

Eiberg & Mohr (1997) identifikovali geny zodpovědné za barvu očí na chromosomu 15, konkrétně lokus nazvaný BEY2 (podle „brown eye“) pro hnědou barvu očí. Na stejném vzorku rodin dánské národnosti zjistili signifikantní vazbu mezi lokusem BEY2 a HCL3, který určuje hnědou barvu vlasů. Dále gen OCA2 umístěný v oblasti, v níž dochází k mutacím způsobující oční albinismus (*oculocutaneous albinism type II*), označili jako kandidátní gen pro hnědookost (Eiberg & Mohr 1997). V pozdějších studiích se oblast chromozomu, v níž se locus OCA2 nachází, ukázala jako určující pro zelenou (Jannot & al. 2005) a modrou (Frudakis & al. 2003) barvu. Jednobodové mutace (jednonukleotidový polymorfismus, *single-nucleotide polymorphism*, *SNP*) ve třech formách na OCA2 genu jsou dávány s vysokou statistickou pravděpodobností do souvislosti s výskytem modrých očí (Duffy & al. 2007). Autoři nicméně přiznávají nedostatečnou predikční sílu svých zjištění pro ostatní barevné varianty duhovky. Na téměř 3000 vzorku islandské populace ukázal Sulem & al. (2007) provázanost 6 SNP s následujícími znaky, včetně jejich vzájemných kombinací: modrá, zelená a hnědá barva očí a světlé a tmavé vlasy. Ve stejné práci je úsek s lokusem OCA2 znovu dáván do souvislosti s výskytem modré nebo hnědé barvy, navíc však autoři berou v úvahu i rozlišení mezi modrou a zelenou barvou (Sulem & al. 2007). Zajímavou souvislostí je vyšší výskyt zelenookosti a pihovitosti u žen (Duffy & al. 2007; Sulem & al. 2007). Další analýzy odhalily vliv několika SNP na barvu očí v genu HERC2 a v menším rozsahu v genu OCA2 (Sturm & al. 2008; Kayser & al. 2008). HERC2 sousedí s genem OCA2 a jeho mutace mohou ovlivňovat regulaci exprese OCA2 (Kayser & al. 2008). Epistatické interakce mezi alelami obou genů se ukázaly jako zásadní pro určení barvy očí, naproti tomu některé další oblasti chromosomu uvažované v předchozích analýzách (např. Frudakis & al. 2003; Sturm & Frudakis 2004) vliv na barvu očí nemají (Kayser & al. 2008). Kayser pracoval s údaji získanými u nizozemské populace a podobný vliv stejných genů prokázala i o rok starší analýza dat modrookých jedinců z Dánska, včetně několika modrookých osob z Turecka a Jordánska (Eiberg & al. 2007). Podle recentních názorů na genetickou podmíněnost barvy očí lze fenotyp duhovky určit pouze z šesti míst v lidském genomu (Liu & al. 2009). Tato zjištění by mohly výrazně pomoci při v kriminalistice při identifikaci hledaných osob (Kayser & al. 2008; Liu & al. 2009). Zločinec, který po sobě zanechá potřebné biologické stopy, tak může být snáze odhalen právě podle barvy očí, která se dá tímto způsobem zjistit s 90% přesností, pokud jde o hnědou nebo modrou barvu. Přesnost pro

ostatní barevné varianty je 75%. Barevnost očí podle studie určuje 6 SNP v šesti různých genech (Liu & al. 2009). Dopadení zločince podle barvy očí je ale na místě jen v oblastech s populací v tomto znaku dostatečně variabilní, proto nepřekvapí, že kolektiv vědců kolem Liu svoje výsledky odvodil z populace Nizozemska, nikoliv například z populace čínské.

3.4.3. Evoluční historie světlého fenotypu duhovky

Jak je zmíněno výše, diverzita v barevnosti duhovky, ale i vlasů je rozšířena zejména v severní a východní Evropě.⁷ Z jakého důvodu tedy během evoluce došlo k rozšíření světlých variant očí právě v Evropě? Jedná se o znak pro svého nositele nějakým způsobem výhodný nebo je tato rozmanitost jen čistě náhodná?

Původ mutací, které měly za následek světlou barvu duhovky, můžeme pravděpodobně najít v oblasti stepí severozápadně od Černého moře. V období neolitu (mladší doba kamenná), tedy v rozmezí 10 000 – 6 000 let před n. l. docházelo k migraci obyvatelstva právě přes tento region dále do Evropy (Cavalli-Sforza & al. 1994). Několik hypotéz, jak k fixaci mutace zodpovědné za světlost mohlo dojít, shrnuje v úvodu své studie Frost (2006).

Evropská populace je z evolučního hlediska zajímavá výskytem hned několika podobných typických znaků – barevné varianty vlasů a očí a depigmentace pokožky.⁸ Každý z těchto znaků pak s odlišným efektem ovlivňují mutace (SNP) na různých alelách (jejich rozdílné frekvence, účinnost a epistatické interakce), přičemž všechny mechanismy ovlivňující fenotyp pigmentace pokožky, vlasů a duhovky nejsou ještě zcela známy (Sulem & al. 2007). Pokud jeden znak ovlivňuje více alel, je nepravděpodobné, že by se při osídlování Evropy rozšířil znak např. pro modrookost efektem zakladatele (*founder effect*). Frekvence vhodných alel v zakladatelské populaci musí být vysoká a s každou další alelou ovlivňující daný fenotyp pak pravděpodobnost fixace vhodných mutací klesá (Frost 2006). Předpoklad,

⁷ Jistou výjimku tvoří původní obyvatelé Austrálie – Austrálci (*aborigines*), u nichž se také objevují světlé vlasy (Abbie & Adey 1953). Spekulace o světlé barvě vlasů i očí, která se měla vyskytovat v rámci některých populací Inuitů, vyvrací práce Pálssona (2008). Na základě analýzy DNA současných kanadských a grónských Inuitů (Helgason & al. 2006; Pálsson 2008) lze podrobně zdokumentovat příchod těchto skupin z Asie a absenci jakéhokoliv genetického vlivu prvních norských kolonistů Grónska či podobných, původně evropských obyvatel. Pokud by někdy v minulosti (třeba i nedávno) existovaly populace Inuitů se světlým fenotypem vlasů a očí, o nichž existují spíše legendy a nepotvrzené dohady (Stefansson 1913 cit. in Pálsson & Helgason 2003; Jenness 1921; Noice 1922), mohly by být tyto znaky zapříčiněny fixací vhodných mutací nezávisle na vlivu Evropanů.

⁸ Toto triviální konstatování je právě jen výčtem typických fenotypových vlastností Evropanů. Jednoduchá empirická zkušenost vedla k dnes už nekorektnímu dělení druhu *Homo sapiens* na jednotlivé rasy, jež je ovšem v mnoha směrech výstižné a neobsahuje v sobě hodnocení nadřazenosti některé z ras.

že k fixaci mutací mohlo dojít pouhým uvolněním selekčního tlaku, je také vyloučen. Čas potřebný k fixaci a rozšíření mutací pro jiné varianty barev vlasů je tímto způsobem, tedy genetickým driftem více než 800 000 let (Harding & al. 2000; Templeton 2002), přičemž osídlení Evropy moderním člověkem se odhaduje na pouhých 35 000 let. Další v minulosti uvažovanou možností, která by se také dala označit za pasivní, tzn. nevyžadující rozšíření znaku následkem přírodního nebo pohlavního výběru, je hypotéza genetické provázanosti *Homo sapiens* s *Homo neanderthalensis*. Ta je ale přesvědčivě zamítnuta (např. Caramelli & al. 2003 cit. in Frost 2006).

Short (1975) nabízí vysvětlení pro rozšíření světlých očí prostřednictvím přírodního výběru. Užití českého slova „vysvětlení“, ač si této eventuality autor zřejmě nebyl vědom, je v tomto případě na místě, neboť se přímo dotýká jádra problému. Světlejší oči podle Shorta umožňují přesnější vidění v severně položených přímořských oblastech, kde se tvoří často mlhy. Jedinci se světlým typem duhovky by tak byli lépe přizpůsobeni zhoršeným světelným podmínkám. Okolí by se jim tedy jevilo jasnější či světlejší než jejím kolegům s hnědými očima. Proti ale stojí fakt, že světlý fenotyp je rozšířen ve velké míře i v zcela odlišných prostředích uprostřed kontinentálních podmínek s normální tvorbou oblačnosti. Navíc, jak zdůrazňuje Frost (2006), jestliže světlá duhovka umožňuje kvalitnější vidění, stačila by k tomuto účelu pouze redukce pigmentu. Otázka široké škály barev lidských očí by tak zůstala nezodpovězena.

Obecně platí, že nápadné barvy svému nositeli přinášejí spíše nevýhody, zvyšují jeho nápadnost a tím tak představují snazší cíl pro případného predátora. Jedinci s modrou barvou očí by tak přírodním výběrem byli s největší pravděpodobností eliminováni. Z oblasti science fiction je pak představa jejich aposematického účinku, jak je tomu běžné u některých očních skvrn.

Rozšíření světlé barvy očí bude tedy nejspíše souviset s jedním z mechanismů pohlavního výběru (Cavalli-Sforza & al. 1994). Nápadný znak může pro představitele opačného pohlaví znamenat zvýšený stimul při výběru partnera. Nositel znaku se v nějakém směru jeví jako vhodnější než ostatní. Frost (2006) vidí analogii u nápadného zbarvení některých ptáků nebo ryb z rodu živorodek (*Poecilia reticulata*) a uvažuje v zásadě dva typy upřednostňování druhého pohlaví: 1) zvýšená pigmentace svědčí o lepším zdraví jedince (tzv. hypotéza indikátorů zdravotního stavu); 2) zvyšující se intenzitou zbarvení se stupňuje i zájem potenciálních sexuálních partnerů (tzv. smyslový tah). Pro oba případy pak platí pravidlo, že nápadný znak musí být v rámci jedné populace také vzácný. Jeho nositel pak mezi ostatními obyčejnými jedinci vyčnívá, jeho výjimečný zjev „bije do očí“. Výběr je tedy

závislý na frekvenci (*frequency dependent selection*), v jaké je vzácný fenotyp v populaci zastoupen. Pokud je alela pro daný znak v populaci vzácná, je i biologická zdatnost jejich nositelů vyšší nebo se tak alespoň jeví. Kromě již zmíněných živočech byl tento fenomén studován zejména u drosofil a pozorován u některých dalších druhů hmyzu (Endler 1980; Frost 2006). Výhodu pro vzácného a nápadně zbarveného jedince však kompenzuje přírodní výběr, neboť každý, kdo je nápadný, se i více vystavuje napadení predátorem. Pro úplnost uvádím i další evoluční omezení (constraints) týkající se nápadných znaků, jež ovšem nelze uvažovat v případě zbarvení lidských očí. V oblasti výskytu dvou sousedících, blízké příbuzných druhů může docházet k nesprávnému rozpoznávání příslušníků vlastního druhu a následné hybridizaci.⁹ Příčinou je právě vysoká vnitrodruhová variabilita, způsobená např. určitým počtem jedinců s nápadným fenotypem (Endler 1980).

Pokud považujeme modré oči nebo světlé vlasy v evropské populaci za nepůvodní znak, lze si představit jeho rozšíření jako důsledek preference nápadného fenotypu. Protože selekce takového znaku závisí na jeho frekvenci v populaci, jeho zastoupení rostlo až do dosažení přibližné rovnováhy. Nikdy tedy zcela nepřevládlo ani jej přírodní výběr neeliminoval. Při setkání s medvědem nebyly modré oči nebo plavé vlasy tehdejších lovců a sběračů větší nevýhodou než oči a vlasy tmavé. Navíc predace v evropských stepích hrozila jen ze strany poměrně vzácného medvěda a hojnějšího vlka¹⁰, jež však nepředstavoval vysoké nebezpečí (Frost 2006). Preferenci a tudíž určitou výhodu vzácného fenotypu u lidí předvedl zajímavým způsobem Thelen (1983). Mužům promítal tři série fotografií s různým zastoupením brunetek a blondýnek. Z každé série si měli vybrat jednu ženu, která jim připadala nejatraktivnější jako možná budoucí nevěsta. V první sérii bylo 6 brunetek, v druhé 1 brunetka a 5 blondýnek a ve třetí 1 brunetka a 11 blondýnek. Pro stejnou brunetku zastoupenou ve všech sériích rostly preference od první do třetí série, tj. čím vzácnější fenotyp ve skupině představovala. Podobně dopadly fotografie mužů hodnocené ženami. Frost (2006) uvádí další studie, které potvrzují význam vzácného fenotypu v lidské společnosti. Podle jedné z nich ženy volí takovou barvu vlasů a druh účesu tak, aby byly originální. Další zmiňuje větší atraktivitu blondýnek pro Francouze než pro Angličany, pro které světlé vlasy ženy nejsou nic neobvyklého. Stejně tak ženský obličej lišící se od průměru připadá mnoha mužům atraktivnější. Výzkum zveřejněný na internetových

⁹ Důvod, proč se člověk nemusel a nemusí obávat, že by při páření nerozpoznal příslušníka vlastního druhu, je nasnadě: přes 30 000 let existuje jediný druh z rodu *Homo*.

¹⁰ Jak známo z legend, byl to člověk, kdo si všimnul vlčích očí a ne naopak. Karkulka se bojí velkých očí, zatímco k útoku zvířete na ní přispěl spíše její červený stejnokroj než oči, ať už byly jakékoliv barvy.

stránkách Gene Expression¹¹ sleduje oblíbenost modelek, které se objevovaly na titulních stránkách life-stylového časopisu Maxim (tzv. *cover girls*) v zemích s obvyklým zastoupením blondýnek v populaci jako je Velká Británie nebo Belgie. Na celkem 126 titulních stranách v období 10 let (mezi lety 1997 a 2008) výrazně převažovaly brunetky. Autor dále rozdělil jak tmavovlasé tak světlavé *cover girls* do dvou podskupin podle intenzity odstínu vlasů – mezi brunetkami převažovaly ty s tmavě černými vlasy, mezi blondýnkami pak ty nejsvětější. Přestože podobná zjištění mohou pramenit ze současných módních trendů (viz oblíbenost idolů typu Marilyn Monroe u předchozích generací oproti dnešním sex-symbolům v podobě Angeliny Jolie nebo Jennifer Lopez), obsahují často stejné závěry: oblíbený fenotyp je v jistém smyslu extrémní, nápadný a liší se od převažujícího průměru.

Byla kdysi modrookost jakýmsi žádoucím extrémem v převažující hnědooké „nudě“? Které pohlaví mělo na výběr? A proč se toto nezvyklé kritérium při výběru partnera objevilo zrovna na evropském kontinentě?

Když neolitičtí lovci přišli do Evropy, měla tehdejší vegetace převážně stepní charakter. Po předcházejícím zalednění se tak znovu vytvořili vhodné podmínky k osídlení nejen pro člověka, ale i pro mnoho druhů býložravců. Ty se tak staly lidem nezastupitelným zdrojem potravy. Pouze z těchto základních údajů lze pak podle Frosta (2006) rekonstruovat pravděpodobný proces rozšíření světlých očí. Muži, jejichž hlavním úkolem bylo obstarávat potravu, se na svých cestách za úlovkem, vystavovali poměrně velkému riziku neúspěchu a z něho plynoucího vyčerpání a smrti. Ženy takové riskantní cesty nepodnikaly a lze tudíž předpokládat, že měly i nižší úmrtnost.

Pro určení mechanismů, kterými dochází k rozšíření a zachování určitého znaku pohlavním výběrem, potřebujeme znát tzv. operativní pohlavní poměr (*operational sex ratio*, OSR). Tento poměr udává počet sameců a samic v populaci v daný okamžik schopných rozmnožování. Z něj pak tedy poznáme, na které pohlaví bude převážně působit selekční tlak. V přírodě se často setkáváme s výrazným pohlavním dimorfismem mnoha druhů, kde zejména samci jsou výrazněji zbarvení. Samice si partnera vybírají právě např. na základě intenzity zbarvení, proto jsou samci vystaveni většímu selekčnímu tlaku. Znak určující zbarvení oční duhovky však u lidí není vázán na pohlaví (Sulem & al. 2007).¹² Je proto na místě se domnívat, že o směru selekčního tlaku rozhodoval právě momentální poměr mužů

¹¹ Příspěvek anonymního uživatele pod přezdívkou agnostic (Anonymus 2008).

¹² Výjimku tvoří podle Duffyho & al. (2004) vyšší zastoupení zelených očí u žen. I tento fakt tak podporuje Frostovu (2006) hypotézu, že většímu selekčnímu tlaku při pohlavním výběru byly vystaveny ženy.

a žen v populaci. Světlé oči se tedy začaly objevovat jak u mužů tak u žen, zatímco počet zástupců obou pohlaví se výrazně lišil (Frost 2006).

Evropané si v neolitu obstarávali potravu výhradně lovem. Byli to muži, kteří se vydávali na poměrně dlouhé výpravy za migrujícími stády býložravců. Ve stepních oblastech se tak vytvořila společnost s výraznou dělbou práce, která se liší např. od současných lovecko-sběračských etnik z nižších zeměpisných šířek. Tam lov nepředstavuje několikadenní cesty s nejistým výsledkem a na shánění potravy se z velké části podílejí i ženy. Protože cesty za zdrojem potravy eliminovali ve značné míře mužskou populaci, bylo OSR u neolitických Evropanů vyšší ve prospěch ženy. Pokud tedy převažovalo zastoupení žen, lze v této společnosti předpokládat polygamické uspořádání, jak je tomu u mnoha tzv. primitivních národů. Podle Frosta (2006) se ale tento scénář nemohl naplnit z jednoho prostého důvodu: muži i tak měli problém sehnat dostatečné množství potravy pro jednu rodinu a uživit více jak jednu manželku s dalšími potomky bylo něco zcela nezvyklého. V případě vyššího počtu žen a monogamických vztahů pak mohlo dojít k silnějšímu pohlavnímu výběru. Modrooké nebo světlolasé ženy, tedy nové a neobvyklé fenotypy se tak staly pro neolitického lovce žádoucí. Světlá barva duhovky tedy patřila mezi znaky podléhající pohlavnímu výběru ze strany mužů a postupně se tak v evropské společnosti rozšířila.

Z jakého důvodu se světlé oči neobjevily také u populací východně od Evropy, které žily v podobných podmínkách? Lidé, kteří se jako první¹³ dostali do celého euroasijského pásu tundry, pocházeli ze stejné, geneticky málo variabilní zakladatelské populace (Reich & al. 2001). Migrací od západu na východ za dalšími možnostmi obživy se osídlení tundry posunulo dále k východu až k břehům Beringovy úžiny. Populace se však později rozdělila následkem dalšího zalednění, čímž jednak ztratila vzájemný kontakt a jednak se ocitla v jiných životních podmínkách. Tyto podmínky se pak odrážely i v jiných typech získávání obživy, zvycích a z nich plynoucích hodnot OSR, které ve svých důsledcích zabraňovaly efektivnímu selekčnímu tlaku. Asijská (více kontinentální) část tundry byla díky zalednění posunutá více k jihu a byla také užší, čímž znemožňovala migraci zvířat na delší vzdálenosti a na druhé straně tak usnadnila lov. Taková situace mohla vést k vyrovnání OSR díky menší mužské mortalitě. Mutace způsobující jinou barvu očí, pokud se v takové populaci vůbec vyskytly, měly menší šanci se fixovat. Dalším prostředím, kde podle Frosta (2006) mohlo

¹³ Odhadovaný příchod lidí do této oblasti tundry se odhaduje na dobu před 35 000 lety (Reich & al. 2001), přičemž výsledky odborných studií nacházejí genetickou spřízněnost obyvatel od Evropy až po Beringovu úžinu ještě v době před 15 000 lety (Stepanov & Puzyrev 2000 cit. in Frost 2006).

dojít k vyrovnání OSR, byly arktické oblasti. Lovci se tu nemuseli vydávat na dlouhé lovy, a přesto podléhali extrémním životním podmínkám. Hypotetickou převahu žen řešili tamní obyvatelé sami – infanticidou děvčat, tedy slabšího pohlaví, jež by bylo v dospělosti kmeni spíše na obtíž.

Světlé varianty očí obyvatel Evropy nejsou proto dílem náhody, ale společným výsledkem dlouhodobého pohlavního výběru a určitých životních podmínek. Je důvodné se domnívat, že výše zmiňované principy mohly fungovat při selekci více znaků zároveň: světlých očí, vlasů a světlejší pleti (Frost 2006).

3.4.4. Evoluční role modrých očí

Bez ohledu na původ odlišných variant barvy očí se můžeme ptát na současný význam variability znaku. Ať už totiž byly mechanismy distribuce znaku jakékoliv, zůstává otázka, zda barva očí hraje v lidské společnosti stále nějakou roli. Mají např. nositelé evolučně odvozeného znaku, tedy modrých očí v tomto směru nějakou výhodu? Jestliže by se barva očí podílela i na vyšší biologické zdatnosti jedince (*fitness*), můžeme pak tvrdit, že existují procesy v rozhodování a chování jedince, které jsou tímto znakem ovlivněny. Stejně tak lze ovšem předpokládat, že barva očí žádným způsobem *fitness* neovlivňuje. Je pak přesto celá škála barev očí lidmi recipována a děje se tak na vědomé či nevědomé úrovni? V obou případech, tedy určitá barva jako výhoda z hlediska *fitness* a barva očí jako „pouze“ nápadný znak, vyžaduje z hlediska pozorovatele (recipienta) interpretační schopnosti a tím také nějak ovlivňuje jeho chování. Nebo je barva očí pro lidi zcela irelevantní, zajímavá tak nanejvýše pro romantické spisovatele a lidovou slovesnost?

Z obecné povědomosti známe, že si lidé často vybírají sobě podobné partnery. Zkušenosti každého jedince se sice liší, ale rádi připadné podobnosti partnerů, viděnou kolem sebe, přisuzujeme význam, ba dokonce ji hledáme v jednotlivých znacích u lidí, kteří si jsou na první pohled odlišní.¹⁴ V evoluční biologii se pro tento princip zavedl termín *assortative mating*, což v překladu znamená výběrové párování, případně párování nenáhodné. Jedná se tedy o cílený výběr partnerů právě na základě co největší podobnosti. Takové chování vede k stabilnějším partnerským svazkům (Hill & al. 1976) a podle některých autorů (např. Rushton 1988) může přinášet i jisté genetické výhody (ovlivňuje plodnost).

¹⁴ Jistou roli však hraje i oportunismus v hodnocení nás samotných nebo druhých lidí a jejich partnerů. Chceme-li vidět více podobnosti, zařadíme dvojici do škatulky podle rčení „vrána k vráně sedá“. Naopak chceme-li najít rozdíly, není problém tuto výpověď transformovat v její pravý opak: „Protiklady se přitahují.“

Existenci výběrového párování týkající se vzhledových faktorů u lidí ukázaly studie uvedené Spuhlerem (1968). V jiných studiích (Zajonc & al. 1987; Hinsz 1989) byly partnerské dvojice ve vzorku více lidí správně identifikovány na základě podobnosti obličejů.

V přírodě se u mnoha druhů obratlovců setkáváme s výběrem partnera podle znaků, které zaručují rozpoznání stejného druhu. Poznat tyto znaky, z nichž významné je zejména zbarvení povrchu, umožňuje vzájemná blízkost mláďat a rodičů v raném věku. U mláďat dochází k vtisku (*imprintingu*) podoby rodičů a později v období reprodukce tento fakt rozhoduje o volbě partnera. Imprinting jako důležitý faktor pro volbu pohlavního partnera popsali u makaků Fujita & al. (1993), zebříček (*Taeniopygia guttata*) Vos (1995) nebo ovcí Kendrick & al. (1998).

Podobné tendence, tedy vliv imprintingu při volbě partnera, sledovali některé studie i u lidí; nutno ovšem zmínit že samozřejmě nikoliv primárně za účelem rozpoznání vlastního druhu. Např. Wilson & Barrett (1987) uvádějí, že významné procento žen, které měly staršího otce, vyhledává i staršího partnera. Podobně Perrett & al. (2002) popisuje preference potomků starších rodičů při hodnocení atraktivity vyfotografovaných obličejů. Tito lidé (muži i ženy) přisuzovali snímkům starších jedinců průměrně vyšší přitažlivost než potomci normálně starých rodičů. Děti ze smíšených manželství na Havajských ostrovech si zase volí partnera stejné rasy, jako byl jejich rodič opačného pohlaví (Jedlicka 1980). Tyto výzkumy podnítily zejména Freudovy a Jungovy psychoanalytické objevy (Jedlicka 1980). Setkávají se zde tak dva zajímavé aspekty volby partnera – imprinting a nevědomí.

Mezi znaky, které se děti mohou naučit rozpoznávat, patří i barva očí a vlasů (Little & al. 2003). Kromě pozitivní korelace věku otce a věku partnera u žen zjistili Wilson & Barrett (1987), že i barva očí rodičů se shoduje s barvou očí partnera. Ženy si častěji vybíraly partnera se stejnou barvou očí jako měl jejich otec. Na základě internetového dotazníku provedli Little & al. (2003) obsáhlejší výzkum zaměřený na preference mužů a žen při volbě partnera podle barvy očí a vlasů. Téměř 700 účastníkům výzkumu nechali zodpovědět následující otázky: barva očí a vlasů vlastních, partnera a rodičů, pohlaví a sexuální orientace. Pro volbu barev použili předem připravenou škálu s možností zvolit odpovídající odstín. Odpovědi tak byly přesnější a sjednocené. Výsledky pro ženy ukázaly signifikantní závislost mezi barvou očí partnerů a barvou očí otce, zatímco barva očí matky s partnerovou nekorelovala. Podobně tomu bylo u mužů: barva očí partnerek odpovídala barvě očí matky, kdežto barvě očí otce méně. Nejlepším prediktorem pro barvu očí partnera se tedy stala barva očí rodiče opačného pohlaví. Na druhou stranu barva očí rodiče stejného pohlaví a vlastní barva očí se podle výsledků výzkumu při výběru partnera jeví jako irelevantní. Autoři studie

(Little & al. 2003) nicméně dochází k jedinému závěru, že se výběrové párování u lidí odehrává na principu podobnému imprintingu („*imprinting-like*“ effect). Z tohoto pohledu mohou být oči znakem, který se nám v dětství vtiskl jako zásadní, zůstal skryt v nevědomí a v pozdějších obdobích se začíná podílet na našem rozhodování o tom, kdo je pro nás atraktivní či dokonce vhodný jako celoživotní partner.

Přístup norských vědců Laenga & al. (2007) k problematice výběru partnera podle barvy očí vychází z předpokladů nastíněných v práci Little & al. (2003). Zároveň ale nabízejí hypotézu, která by mohla vysvětlit význam cíleného výběru partnerů (assortative mating) podle barvy očí. Ve dvou současně publikovaných studiích (Laeng & al. 2007) vysvětlují, proč modroocí muži dávají přednost modrookým ženám. V experimentu založeném na hodnocení fotografií modrookých a hnědookých jedinců vyšel z možných kombinací jediný signifikantní výsledek. Modroocí muži přisuzovali modrookým ženám větší atraktivitu než ženám hnědookým, zatímco ostatní skupiny (hnědoocí muži, všechny ženy) hodnotily atraktivitu obličeje nezávisle na barvě očí. Stejných výsledků autoři docílili v experimentu s fotografiemi, na nichž modifikovali barvu očí (tj. původně modré oči změnili na hnědé a naopak).

Pokud si modrooký muž zvolí za partnerku modrookou ženu, s níž chce mít dítě, může si být jistější, že případný potomek bude jeho vlastní. Otcovství dítěte a tedy i věrnost partnerky potvrdí nebo popře právě barva očí dítěte. Má-li oči modré, zvýší se pravděpodobnost, že dítě je vlastní. Má-li oči jiné barvy, měl by muž právem pochybovat o počestnosti své partnerky a vlastní roli biologického otce. Autoři přisuzují dědičnosti barvy očí mendelovský charakter – pokud jsou oba oči modroocí (modrá barva se projeví jen u recesivních homozygotů pro tento znak), musí být i jejich dítě modrooké. Naopak hnědookým rodičům (heterozygotním) se může narodit dítě hnědooké i modrooké. Princip dědičnosti barvy očí je ovšem daleko složitější, jak ukazují některé práce (např. Sturm & Frudakis 2004; další viz kap. 3.4.2.), takže stále existuje jistá pravděpodobnost, že i oba modroocí partneři mohou být biologickými rodiči hnědookého dítěte. Přestože Laeng & al. (2007) neberou takovou možnost v úvahu, jejich závěry tím nemusí být příliš ovlivněny.

Pro modrooké muže by barva očí mohla představovat jistou evoluční výhodu. Ženy, které jsou pro ně v daném znaku atraktivnější, jim zároveň zaručují neotřesitelnou pozici biologického otce. I kdybychom připustili, že se jim nenarodí vlastní hnědooký potomek (podle zásad mendelovské dědičnosti), k nevěře samozřejmě může dojít. Pokud se „šťastným“ rodičům narodí dítě a má navíc světlé oči, nic netušící otec mu a jeho matce může věnovat veškerou péči a lásku. Podle Apicelly & Marlowea (2004) se muži lépe starají o své děti,

kteře jsou jim podobnější právě proto, že je považují s větší pravděpodobností za vlastní. Děti podobné otcům nepřipouštějí pochybnosti. Zdá se tedy, že modrooký otec, pokud nepodezřívá jiného modrookého muže, právem zůstává klidný. Barva očí dítěte se však během ranného dětství může změnit. Čas a intenzita změny barvy duhovky je ovlivněna geneticky a není pro každou barvu stejná. Proto se i hnědý fenotyp v ranném dětství – většinou do 3 let věku¹⁵ – může jevit jako barevně neutrální, tedy víceméně světlý (Bito & al. 1997). Jistotu otcovství tak nelze zaručit nikdy. Nicméně ve společnosti, v níž dochází relativně často k partnerské nevěře¹⁶, může i volba partnera na základě barvy očí představovat alespoň částečnou evoluční výhodu.

V dalším výzkumu se Laeng & al. (2007) ptali téměř 450 lidí na jejich barvu očí, barvu očí partnerů a rodičů. Nejvýznamnější skupinou ukazující výběrové párování byli znovu modroocí muži (preferenci modrookých partnerek). Signifikantní závislost se projevila u těch mužů, kteří měli alespoň jednoho rodiče s modrýma očima. Výsledky se tedy dají interpretovat ve shodě s první studií tak, že imprinting (resp. „*imprinting-like*“ effect) v ranném dětství je vždy efektivní u modrookých jedinců. Přestože autoři výzkumu prováděli na norské populaci (početná národnostní menšina imigrantů do něj nebyla zahrnuta), kde je zastoupení modrookých lidí vysoké, byl tento znak pro výběr partnera stále zásadní. Paradoxně tak funguje tam, kde narození modrookého potomka ještě zdaleka nezaručuje pravost biologického otcovství. Za výběrem modrookých partnerek modrookým partnerem můžeme tak vidět přetrvávající snahu otce zvýšit si svou inkluzivní biologickou zdatnost.

¹⁵ Pigmentace duhovky se může vyvíjet až do 6 let věku dítěte, výjimečně i později (Bito & al. 1997).

¹⁶ Podle Wiedermana (1997) dochází k nevěře mužů i žen v kategorii do 40 let věku (tedy přibližně v plodném období ženy) až u 14 % obyvatelstva Spojených států. Neale & al. (2002) odhaduje v populaci 5 až 10 % nebiologických otců (*nonpaternity*), tzn. otců, kteří žijí v rodinách, aniž by jejich potomci byli jejich vlastní.

4. Vlastní výzkum: úloha barvy duhovky v evoluci člověka

Předpokládáme-li, že se světlé oči v populaci nerozšířili náhodně, přisuzujeme tomuto znaku nějaký význam. Podle současných hypotéz stojí za variabilitou barevnosti očí pohlavní výběr. Jednou z možností, proč se modroookost rozšířila, je její původní jedinečnost v populaci. Můžeme říci, že se světloocí lidé stali v počátcích neolitické společnosti zajímaví a žádaní, a proto zajistili i distribuci vzácného fenotypu do dalších generací. Mohl tento princip fungovat i později či dokonce v okamžiku, kdy se zastoupení rozdílných variant barev očí přibližně vyrovnalo? V takovém případě by ale hypotéza vzácného fenotypu ztrácela na argumentační síle. Otázkou proto zůstává, jakou roli hraje barva očí v populaci, ve které najdeme zhruba vyrovnaný poměr modroookých a hnědoookých lidí. Nebo je tento rys „pouze“ jakousi nadstavbou zjevu lidských bytostí?

4.1. Cíle výzkumu

Výzkum se snaží odkrýt, jakou roli by mohla hrát barva očí právě v populaci s rovnoměrně rozloženým zastoupením světlých a tmavých očí. Obyvatelstvo střední a východní Evropy tento stav přibližně vykazuje, případně se množství světloookých jedinců významně podílí na celkovém počtu, ačkoliv nedosahuje celých 50 % (Beals & Hoijer 1965). Výzkum se uskutečnil v českém prostředí, které by těmto podmínkám mělo odpovídat. Skutečný poměr hnědých a modrých očí jsme porovnali na základě několika vzorků české populace. Ústředním tématem studie bylo zjistit, zda má barva očí vliv při posuzování některých osobnostních a vzhledových faktorů. Jinými slovy řečeno, působí na nás jinak modroocí a hnědoocí lidé, přisuzujeme jim odlišné vlastnosti?

Doposud publikované práce, věnované barvě očí se zabývají především genetickou podmíněností znaku (příslušné odkazy na literaturu v kapitole 3.4.3.), problematikou jeho distribuce v populaci, včetně specifických mechanismů, které jsou za rozšíření daného fenotypu zodpovědné (Frost 2006). V jiných studiích je kladen důraz buď na fyziologické aspekty pigmentace duhovky (Bornstein 1973; Short 1975; Dolin 1994; Jablonski 2004;

Singh & al. 2004), nebo na význam barvy očí z hlediska pohlavního výběru (Little & al. 2003; Frost 2006; Laeng al. 2007). Najdeme ovšem málo přístupů, jejichž primárním zájmem by bylo zabývat se barevností očí z hlediska sémantického významu (např. Koenig 1975).

Specifické cíle výzkumu jsou:

- 1) zjistit zastoupení barev očí v české populaci;
- 2) prostřednictvím fotografií lidí s modrýma a hnědýma očima ohodnotit jejich dva osobnostní (dominance, sofistikovanost) a jeden vzhledový faktor (atraktivita);
- 3) analyzovat výsledná data podle pohlaví a barvy očí hodnotitelů a
- 4) v případě signifikantní závislosti hodnocených faktorů s barvou očí provést kontrolní vzorek s upravenými fotografiemi (původně modré oči pozměnit na hnědé a naopak).

4.2. Materiál a metody

4.2.1. Průběh experimentu

Výzkum byl založen na hodnocení fotografií tváří studentů Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy. Pořizování fotografií probíhalo v několika dnech za účelem více experimentů, které nejsou součástí tohoto projektu. Studenti, kteří se k experimentu přihlásili (primárně k experimentům týkajících se vlivu prvoka *Toxoplasma gondii* na lidské chování - viz např. Lindová & al. 2006), absolvovali během dopoledních hodin (cca od 9.00 do 13.30 hod.) řadu testů a měření, z nichž jsme pro naše účely použili právě fotografie a některá osobní data. Při pořizování snímků byli studenti instruováni, aby zaujali neutrální výraz. Vybrané digitální snímky jsme následně ořezali a upravili do jednotné formy pomocí vhodných softwarových nástrojů. Volili jsme takové fotografie, na nichž byl co nejvýrazněji patrný pro náš experiment relevantní znak, tedy barva očí. Vybraných 80 fotografií zahrnovalo skupiny po 20 jednotlivcích vždy stejného pohlaví a barvy očí – tedy skupiny modrookých žen, modrookých mužů a hnědookých žen a hnědookých mužů.

V jiném období jsme tyto fotografie prezentovali studentům a mladým lidem, převážně z jiných fakult Univerzity Karlovy a dalších vysokých škol. Ti měli za úkol ohodnotit míru dvou osobnostních faktorů, definovaných Cattellovým šestnáctifaktorovým

osobnostním dotazníkem (dominance, sofistikovanost) a jednoho vzhledového faktoru (atraktivita). Hodnocení probíhalo v místnosti Katedry filosofie a dějin přírodních věd Přírodovědecké fakulty, kde jsme probandům prezentovali fotografie na monitorech o stejném rozlišení. Každý z hodnotitelů vyplnil stručný dotazník a určil míru jedné z vlastností. Experimentátor vždy náhodně vybral, kterou z vlastností bude daný hodnotitel posuzovat. Hodnocení sady fotografií trvalo maximálně 15 minut, tedy přiměřenou dobu na to, aby proband zachoval pozornost a byl plně soustředěn na vlastní hodnocení. Účast na této části experimentu byla dobrovolná a bez finanční odměny.

4.2.2. Zastoupení barvy očí v české populaci

Před samotným výzkumem bylo potřeba zjistit, jaké přibližné zastoupení barevnosti očí najdeme v současné české populaci. V každé oblasti, kde se vyskytují v různém poměru základní barvy očí (tzn. modrá a hnědá), pravděpodobně budou tyto barvy jinak vnímány. Podle Frosta (2006) nastartovala mutace pro modré oči pohlavní výběr selektující právě tento znak. Laeng & al. (2007) přisuzuje modré barvě, která převažuje např. v norské populaci, význam pro exkluzivního fitness modroookého otce. Jistou roli může hrát i nestejný poměr barev očí mezi pohlavími, jak je tomu v případě vyššího relativního počtu zelených očí u žen (Duffy & 2007; Sulem & al. 2007).

Pro českou populaci odhadujeme přibližně vyrovnané množství modrých a hnědých očí u obou pohlaví. Počet základních odstínů barvy očí vychází ze dvou vzorků pražské populace. První vzorek jsme získali v mateřské škole v Praze 3, druhý od pacientů jedné Praktické ordinace pro děti a dorost na Praze 6. Barvy jsme řadili do tří kategorií – hnědá, modrá a neurčitá barva. Neurčitá barva zde znamená souhrnnou kategorií, pod níž spadají barvy nejednoznačně zařaditelné do prvních dvou kategorií – nejasné barvy (např. zelenohnědá) kombinace obou barev v jedné duhovce (*heterochromia iridis*), každé oko jinak barevné (úplná heterochromie). Také jsme do této kategorie řadili zelené oči (přičemž modrozelené patřili ještě mezi modré).

V mateřské školce z celkového počtu 64 dětí, jejichž věk se pohyboval od 3 do 6 let, bylo 10 chlapců a 11 děvčat hnědookých a 22 chlapců a 17 děvčat modroookých. Převaha modroookých dětí může být dána ještě ne zcela vyvinutou pigmentací duhovky v období raného dětství (Bito & al. 1997).

V ordinaci dětského lékaře jsme zjistili vyrovnanější poměr hnědých a modrých očí u dětí ve věku od 3 do 14 let. Vzorek se skládal z celkem 117 vyšetřených dětí, z nichž bylo 27 chlapců a 16 děvčat hnědookých a 25 chlapců a stejný počet děvčat modroookých.

Jako kontrolního vzorku je samozřejmě možné využít i účastníky samotného hodnocení. Celkově přišlo na hodnocení 133 lidí ve věkovém rozmezí 18 až 34 let (jednomu z hodnotitelů bylo 51 let). Hnědookých bylo 26 mužů a 34 žen a modroookých 38 mužů a 28 žen. Probandi v rámci experimentu odpovídali mj. na otázku, jakou mají barvu očí. Většina z odpovědí byla jednoznačná (u vlastní barvy očí se nevyskytoval případ „hnědozelená“, resp. „zelenohnědá“), odstíny barev šedomodrá, zelenomodrá, případně jejich kombinace jsou řazeny mezi modrou barvu očí a odstín světlehnědá do kategorie hnědých očí. Pokud hodnotitelé uvedli zelenou barvu, zařadili jsme je do zvláštní kategorie.

Z celkového množství sebraných údajů vyplývá, že mezi 165 příslušníky mužského pohlaví bylo 63 hnědookých a 85 modroookých a mezi 146 ženami 61 hnědookých a 70 modroookých (tab. 2.). Českou populaci můžeme proto pokládat za vyváženou co do poměru modré a hnědé barvy očí.

	barva očí					
	muži			ženy		
vzorek	hnědá	modrá	neurčitá	hnědá	modrá	neurčitá
MŠ, P - 3	10	22	3	11	17	1
pediatrická ordinace, P - 6	27	25	12	16	25	9
hodnotitelé	26	38	2*	34	28	5*
celkem	63	85	17	61	70	15

* Čísla pro neurčitou kategorii u vzorku hodnotitelů vyjadřují počet zelených očí.

Tab. 2. Zastoupení barvy očí v české populaci podle 3 skupin obyvatel

4.2.3. Probandi

4.2.3.1. Hodnocení jedinci

Všichni fotografovaní jedinci byli či jsou studenty Přírodovědecké fakulty UK. Tento fakt zaručoval, že vzorek zkoumaných lidí byl homogenní co do věku a vzdělání. Stejně tak

vyhovoval metodologicky, neboť u podobných výzkumů, zabývajících se hodnocením osobnostních či vzhledových faktorů, je často zkoumanou skupinou stejná skupina obyvatelstva. Do sady snímků, kterou jsme při výzkumu používali, jsme zařadili 80 fotografií (40 mužů a 40 žen) české národnosti. Polovina mužů i polovina žen měla modré oči, druhá polovina hnědé. Do sady jsme zařadili pouze jedince s jednotným zabarvením očí bez příměsí jiných barev. Vyfotografovaní studenti v naší sadě měli tedy buď nezaměnitelné odstíny modré barvy očí (šedomodré a modré) nebo hnědé (světle až tmavě hnědá), jedince s nevýrazně a zeleně zabarvenými duhovkami jsme vyřadili. Věk studentů v době pořizování snímků se pohyboval mezi 20 a 32 lety.¹⁷ Nábor studentů na fotografování a jiné testování (již zmiňované experimenty s toxoplasmosou) probíhal v průběhu přednášek na uvedené fakultě. Studenti byli seznámeni s průběhem experimentu a jestliže se ho rozhodli zúčastnit, dostali předem stanovené datum, na který se později dostavili vždy po 12 lidech. Účast na této části experimentu byla i z důvodů větší náročnosti finančně ohodnocena, zúčastnění také podepsali informovaný souhlas. Ten obsahoval prohlášení o užití fotografií jen k výzkumným účelům a schválení experimentu etickou komisí na PřF UK.

4.2.3.2. Hodnotitelé

Probandi, kteří fotografie hodnotili (dále též označeni jako „hodnotitelé“), měli z velké části také vysokoškolské vzdělání nebo stále byli studenty vysokých škol. Snažili jsme se o to, aby co nejmenší počet z nich pocházel ze stejné fakulty (tedy z PřF UK) jako vyfotografovaní studenti. Zamezili jsme tak částečně tomu, aby hodnotitelé znali hodnocené osoby a tím snížili i vypovídající hodnotu experimentu. Všechny 80 fotografií hodnotilo v první části experimentu 93 lidí (z toho 46 žen a 47 mužů) s věkovým průměrem 23,9 let (ženy – 23,6 let; muži – 24,3 let).

V druhé části experimentu jsme jiným hodnotitelům prezentovali pouze 40 fotografií mužů s pozměněnou barvou očí. Účelem této části bylo potvrdit pozitivní korelaci mezi dominancí a barvou očí (viz dále). Druhé etapy hodnocení se zúčastnilo 40 lidí (z toho 21 žen a 19 mužů) s věkovým průměrem 22,5 let (ženy – 22 let; muži – 22,9 let).

¹⁷ Neuvádím zde průměrný věk a věk pro jednotlivé skupiny (ženy, muži, modré oči, hnědé oči) ze dvou důvodů. Jednak přesné údaje zatím nejsou k dispozici a jednak proto, že k účelu výzkumu nejsou tyto údaje nezbytné.

Všechny hodnotitele jsme osobně, telefonicky nebo e-mailem vyzvali k účasti na experimentu na některý z odpoledních termínů v průběhu letního semestru 2009. Účast byla dobrovolná, bez finanční odměny.

4.2.4. Pořízení a úprava fotografií

Probandy jsme fotografovali v místnosti s přirozeným světlem společně s umělým zdrojem zábleskového světla. Snímky jsme pořídili digitálním fotoaparátem Fuji S602, umístěným na stativu při rozlišení 2048x1546 pixelů. Probandi seděli 1,5 m před objektivem a za nimi ve stejné vzdálenosti bylo bílé pozadí. Pod obličejem přibližně ve výšce hrudi jsme každému umístili bílou odrazovou desku, abychom docílili přirozeného rozptylu světla na celé obličejové části (zdroj umělého světla mířil na probandy seshora pod úhlem cca 45°). Požádali jsme účastníky experimentu, aby přišli nenalíčení a oholení, a před samotným fotografováním, aby si sňali případné náušnice, přívěšky či piercing.¹⁸ U každého jsme pak při fotografování vyžadovali neutrální výraz.¹⁹ Pořídili jsme vždy po dvojicích čelní a profilové fotografie, jednou s odkrytými a jednou se zakrytými vlasy. Každou variantu snímku jsme pořídili dvakrát, tak abychom později měli možnost vybrat kvalitnější verzi. Pro účely našeho experimentu s barvou očí jsme použili pouze čelní fotografie s nezakrytými vlasy. Zvolené portréty proto působily přirozeněji, což by v případě pozitivní korelace barvy očí s některou z hodnocených vlastností mohlo tuto závislost spíše podpořit.²⁰

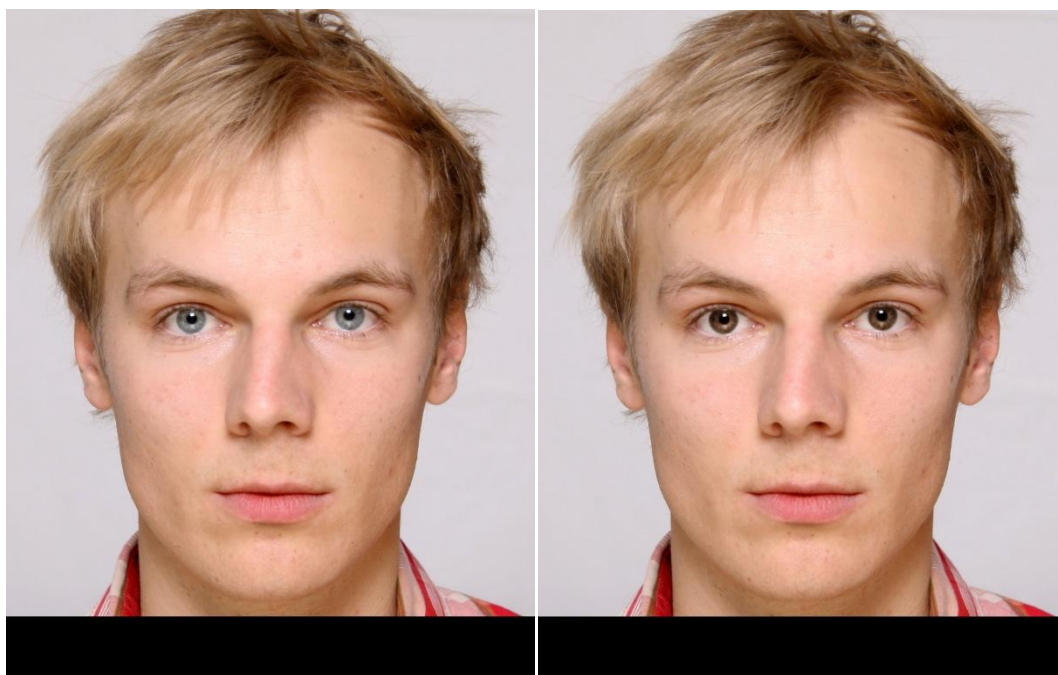
V programu Adobe Photoshop 7.0 jsme kvalitnější z dvojice fotografií pomocí jednotné šablony upravili tak, aby všechny snímky probandů měly oči ve stejné výšce a zároveň byl zachován poměr velikosti jednotlivých tváří. Fotografie, na nichž neměl proband oči v jedné rovině (nakloněná hlava), jsme pootočili do horizontální polohy očí. Obrázky jsme ořízli na standardní velikost a neobličejové části (krk) jsme zakryli černou plochou, začínající přibližně 1 centimetr pod bradou (obr. 5.) Také bylo v některých případech nutné digitálně upravit barvu snímků do jednotné formy. Těchto úprav nanejvýš světlých fotografií jsme dosáhli aditivní změnou barev v barevném prostoru RGB.

¹⁸ Při pořizování některých sad fotografií probandi stáli, což vzhledem k charakteru experimentu není zásadní nedostatek.

¹⁹ Ten se při následném hodnocení kupodivu jeví také jako dosti problematický. Důvodem se zdá být fakt, že neutrální výraz na statickém obraze může naopak vyvolávat pocit negativních emocí, popř. vlastností (srov. policejní fotografická dokumentace zadržených osob). Výchozí podmínky byly ovšem pro všechny stejné, proto zůstává neutrální výraz patrně nejpříjemnější možností.

²⁰ Do sady hodnocených fotografií jsme proto zařadili i snímky probandů z řad hnědookých (4) a modroookých mužů (3), kteří na experiment přišli v různém stupni neoholení.

Pro druhou část experimentu jsme dále upravovali fotografie mužů v programu Adobe Photoshop 7.0. Skupině modrookých mužů jsme digitálně modifikovali barvu očí na hnědou a naopak ve skutečnosti hnědookým mužům na modrou. Modifikované obličejové byly v ostatních znacích stejné jako původní, lišili se tedy pouze barvou oční duhovky.



Obr. 5. Příklad fotografie použité v hodnocení – vlevo původní modrá barva očí, vpravo barva modifikovaná na hnědou

4.2.5. Prezentace fotografií

Prezentace fotografií probíhala na dvou počítačích s LCD monitorem o rozlišení 1280x1024. Fotografie se hodnotitelům zobrazovaly přes celou obrazovku v programu pro prezentaci a hodnocení fotografií The ImageRater 1.1 (script vyhotoven PHP softwarem). Oba počítače byly v podkrovní místnosti v budově Přírodovědecké fakulty. Záměrně jsme zvolili pro všechny hodnotitele stejné prostředí, abychom zamezili případnému rušivému vlivu okolí, „nápopovědy“ přátel či jiným neblahým faktorům. Data se ukládala do databáze vytvořené pomocí softwaru MySQL, z níž pak byla převedena do tabulek programu Microsoft Excel.

Na začátku experimentu jsme náhodně vybrali jeden z hodnocených faktorů, hodnotitele jsme instruovali o průběhu testu a nechali hodnotit. Každý hodnotitel vyplnil před samotným testem krátký elektronický dotazník (součást prezentace), jenž se sestával z následujících údajů: věk, pohlaví, barva očí, vlastní barva očí, barva očí matky, barva očí otce a barva očí partnera (současného, případně bývalého). Pro účely popisovaného experimentu jsme později využili pouze první tři údaje, tedy věk, pohlaví a barvu očí hodnotitele. Při samotném průběhu hodnocení se postupně promítalo 80 fotografií, které program generoval v náhodném pořadí. V první části experimentu jsme tedy zařadili do prezentace všech 80 snímků, z toho 40 žen (20 hnědookých a 20 modroookých) a 40 mužů (20 hnědookých a 20 modroookých). Pod každou fotografií byla desetistupňová škála s ukotvením, na které účastníci určovali míru jednoho z faktorů (viz kap. 4.2.6.). Protože hodnotitel ovlivňoval svým rozhodnutím (označením příslušného bodu od 1 do 10) posun na další fotografii, měl na zhodnocení dostatek času. K již ohodnoceným fotografiím se nemohl vracet a rozhodnutí změnit. Pokud hodnotitel narazil v souboru na fotografii osoby, kterou znal co do charakteru (např. kamarád, spolužák, kolega – nikoliv jen z náhodného setkání, tzv. člověka kterého „znám od vidění“), měl tento snímek vynechat pomocí příslušného příkazu pod hodnotící škálou. Tím se dostal na další fotografii a předchozímu snímku tak nebyla přidělena žádná míra sledovaného faktoru, aby nedošlo k ovlivnění výsledků. Každému z respondentů program přidělil originální identifikační číslo, pod kterým vystupoval v pozdější analýze dat.

V druhé části experimentu s modifikovanou barvou očí měli jeho účastníci ekvivalentním způsobem zhodnotit celou sadu fotografií, do které jsme zařadili 40 mužů (20 modroookých a 20 hnědookých). Průběh prezentace a jejího hodnocení byl stejný, hodnotil se ovšem vždy pouze osobnostní faktor dominance. Na konci testu jsme navíc připojili otázku, zdali si respondenti během hodnocení nevšimli na fotografiích něčeho zvláštního. Otázka má za cíl zjistit věrohodnost modifikace barvy duhovky v celém souboru fotografií, přičemž odpovědi na ni porovnáme až při dalších testech (není proto součástí zde popisovaného výzkumu).

4.2.6. Hodnocené vlastnosti

Předpokládáme-li, že má barva očí pro okolí svého nositele nějaký význam, musíme si zvolit vhodný způsob, jak uvažovaný význam co nejlépe vystihnout. Účastníci experimentu

hodnotili fotografie podle tří vlastností, z nichž dvě představují osobnostní faktory – dominanci a naivitu a jedna faktor vzhledový – atraktivitu. Faktory jsme vybrali zejména podle těchto kritérií: a) faktory již byly použity v několika podobných studiích, zabývajících se např. posuzováním charakteru člověka na základě tváře (Kotrčová & al. 2006), b) dobře vystihují roli pohlavního výběru, uvažovanou některými autory za významnou pro rozšíření fenotypu světlých očí (viz kapitoly 3.4.3. a 3.4.4.), c) podle množství variability lidského chování, kterou dané osobnostní faktory vysvětlují (Cattell & al. 1970), d) z našeho hlediska se zdají být vhodné a zajímavé pro poznání role barvy očí.

Osobnostní faktory jsou zvoleny podle Cattellova šestnáctifaktorového dotazníku (*sixteen personality factor questionnaire, 16 PF*) (Cattell & al. 1970). Tento dotazník v porovnání s podobnými metodami (např. pětifaktorový model osobnosti, Eysenckův osobnostní dotazník) obsahuje širší pojetí osobnosti pomocí 16 faktorů, jež jsou v souladu se základními koncepty výzkumu struktury osobnosti (Cattell & al. 1970). V překladu pro české vydání je doporučen jako široce rozšířený psychometrický nástroj a standardizován pro českou populaci (Říčan in Cattell 1975).

Každý z faktorů má své kódové označení a pojmenování dvou protikladných extrémů. Pro zjednodušení používáme ve studii vždy jen souhrnné označení pro celou dvojici (např. naivita představuje dvojici naivita-sofistikovanost). Autoři Cattellova dotazníku záměrně pojmenovali faktory málo běžnými termíny bez zažitých konotací. Při použití dotazníku tak nedochází k chybné interpretaci neologismů jako by tomu mohlo být v případě obvyklých, laickou veřejností používaných termínů. Jméno faktorů je navíc doplněno vysvětlujícími adjektivy, z nichž některá se považují za hlavní, jiná za doplňující. Např. pro naivitu jsou hlavní popisná adjektiva „prostý“, „neokázalý“ a pro sofistikovanost „rafinovaný“, „uhlazený“. I když by tedy některý z termínů navozoval ve společnosti určité vžité asociace (jako je tomu právě u českého překladu faktoru „naivita“, v anglickém originále *Artlessness*), pomocná adjektiva tyto představy korigují a zpřesňují (tab. 3.).

Podíl variability lidského chování, kterou jednotlivé faktory popisují, se postupně snižuje od nejsilnějšího faktoru A až po nejslabší faktor Q₄.

K osobnostním faktorům jsme přidali jediný vzhledový faktor - atraktivitu. Zajímalo nás, zda a nakolik se podílí barva očí na celkové atraktivitě obličeje. Atraktivita jedince může také významně ovlivnit hodnocení jeho charakterových vlastností (Langlois & al. 2000). Jestliže by barva očí pozitivně korelovala s atraktivitou, potom by případná závislost osobnostních faktorů a barvy očí mohla být právě důsledkem atraktivity a nikoliv jiné sledované vlastnosti.

V prezentaci pod každou fotografií jsme umístili hodnotící desetibodovou škálu (možnost volby od 1 do 10) s popisem levého a pravého konce škály podle daného faktoru tak, jak je uvedeno v tab. 4.

Faktor	Nízká míra	Vysoká míra
E (Dominance)	Submisivita (mírný, poddajný) <i>Submissiveness (deferential, cooperative, avoids conflict, submissive, humble, obedient, easily led, docile, accommodating)</i>	Dominance (útočný, soutěživý) <i>Dominance (dominant, forceful, assertive, aggressive, competitive, stubborn, bossy)</i>
N (Privateness)	Naivita (prostý, neokázalý) <i>Artlessness (forthright, genuine, artless, open, guileless, naive, unpretentious, involved)</i>	Sofistikovanost (rafinovaný, uhlazený) <i>Shrewdness (private, discreet, nondisclosing, shrewd, polished, worldly, astute, diplomatic)</i>

Tab. 3. Osobnostní faktory použité v našem výzkumu z 16 PF podle Cattella (1970): V levém sloupci je uveden kód faktoru, v prostředním název minimální míry faktoru s hlavními popisnými adjektivy a v pravém sloupci název a adjektiva pro maximální míru faktoru. Kurzívou je vyznačen anglický název a adjektiva, jak je uvádí Conn & Rieke (1994).

Hodnocená vlastnost	Popis levého konce škály	Popis pravého konce škály
dominance	submisivní, mírný, poddajný	dominantní, soutěživý
sofistikovanost	naivní, prostý, neokázalý	sofistikovaný, rafinovaný, uhlazený
atraktivita	neatraktivní	atraktivní

Tab. 4. Popis škály pro zvolenou vlastnost pod fotografiemi hodnocených osob

4.2.7. Statistické zpracování dat

Výsledky hodnocení získané z obou částí výzkumu jsme převedli do z-skóre, abychom eliminovali vliv jednotlivých účastníků experimentu na hodnocení fotografií (jejich individuální používání hodnotící škály). Každá fotografie tedy měla přidělenou vlastní

průměrnou hodnotu z-skóre dané vlastnosti podle z-skórů jednotlivých hodnotitelů. Výpočet ukazuje následující vzorec:

$$z_i \equiv \frac{x_i - \bar{x}}{\sigma}$$

(z_i - z-skóre pro jedno konkrétní hodnocení, x_i - číslo přidělené fotografii jedním hodnotitelem ze škály 1 až 10, \bar{x} - průměr všech hodnocení jedné fotografie, σ - směrodatná odchylka)

Vztah mezi výsledky hodnocení dominance, sofistikovanosti a atraktivity a barvy očí jsme testovali pomocí obecného lineárního modelu (*General Linear Model*, GLM) ve statistickém programu SPSS 16.0. Výsledky každé vlastnosti byly analyzovány zvlášť pro fotografie mužů a žen. Grafy znázorňující statisticky významné korelace vznikly v prostředí stejného programu (SPSS).

Abychom zjistili, zda je závislost hodnocené vlastnosti na barvě očí statisticky signifikantní, stanovili jsme 95 % konfidenční interval (interval spolehlivosti, p). V případě pozitivní korelace musí p nabývat hodnot menších nebo stejných 0,05 ($p \leq 0.05$).

Sílu efektu, tedy zjištění podílu barvy očí (nezávisle proměnná) na vysvětlení variability dané vlastnosti (závisle proměnná), určuje *podíl vysvětlené variability* (η^2 ; v SPSS *Partial Eta Squared*). Pokud je η^2 např. 0.1, znamená to, že efekt barvy očí na hodnocení dané vlastnosti je 10 %. $\eta^2 \leq 0.01$ v evoluční biologii představuje slabý efekt, $\eta^2 = 0.09$ střední a $\eta^2 \geq 0.25$ efekt silný.

4.3. Výsledky

4.3.1. Atraktivita

Atraktivitu hodnotilo 31 lidí (z toho 15 mužů a 16 žen; tab. 5.) s věkovým průměrem 24,2 let (muži - 24,5; ženy - 23,9). Zastoupení barvy očí mezi hodnotiteli: 5 hnědookých, 9 modroookých a 1 zelenooký muž, 10 hnědookých, 5 modroookých a 1 zelenooká žena. Uvádím zde pro úplnost u každé vlastnosti i rozdělení hodnotitelů podle barvy očí a průměrný věk, přestože jsme tyto údaje v dalším průběhu experimentu nezohlednili. Vzorek respondentů je pro detailnější analýzy příliš malý. Přesto se domnívám, že alespoň ukazuje

dostačující poměr barvy očí hodnotitelů. Kdyby celou sadu fotografií hodnotili např. pouze modroočí jedinci, mohl by tím být výsledek ovlivněn.

Závislost mezi atraktivitou a barvou očí se neukázala jako signifikantní jak pro hodnocené muže ($p = 0.678$; $\eta^2 = 0.005$), tak pro ženy ($p = 0.848$; $\eta^2 = 0.001$). Barva očí tedy neměla vliv na hodnocení atraktivity fotografií mužů i žen.

4.3.2. Sofistikovanost

Sofistikovanost byla hodnocena také 31 lidmi, z nichž 16 bylo mužů a 15 žen (tab. 5.). Průměrný věk hodnotitelů byl 24,3 let (muži – 24,4; ženy – 24). Zastoupení barvy očí hodnotitelů sofistikovanosti: 6 hnědookých a 10 modroookých mužů, 4 hnědooké a 11 modroookých žen.

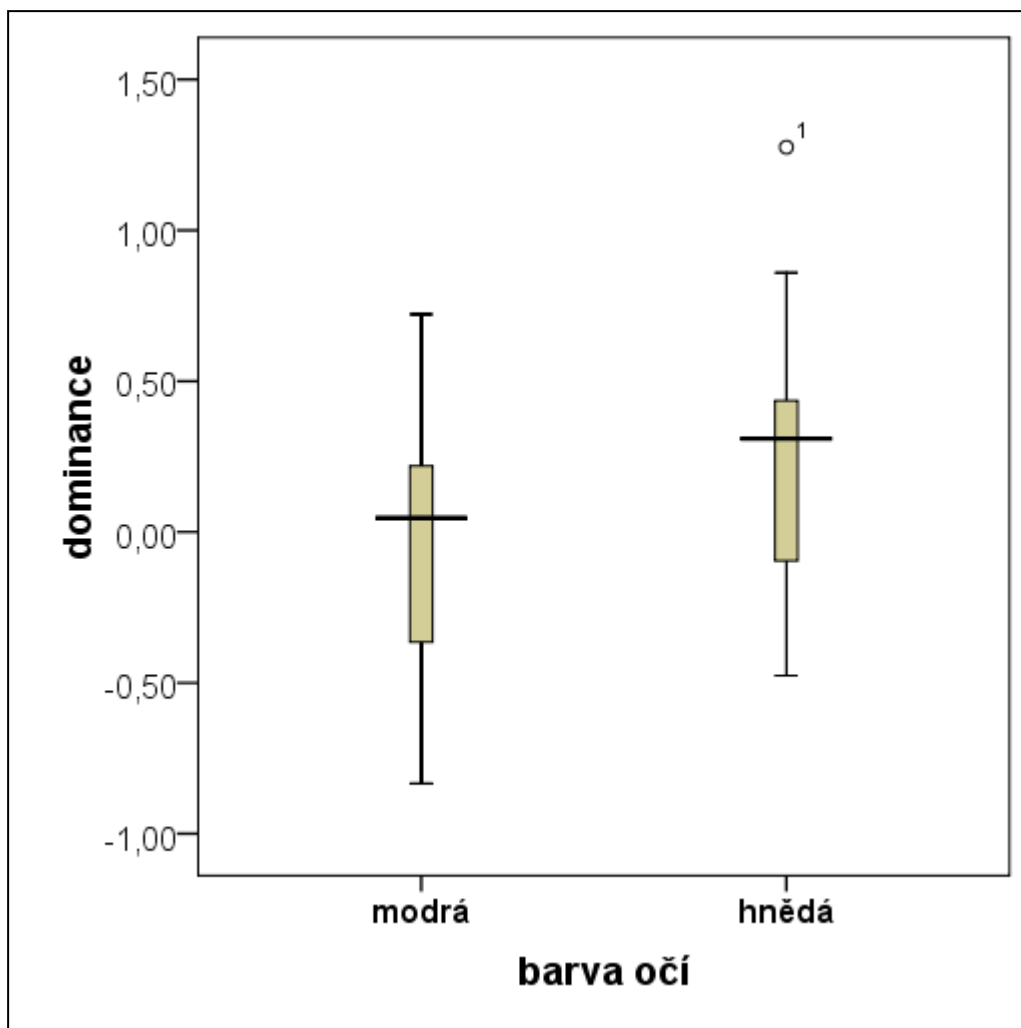
Podobně jako u atraktivity se neprojevila signifikantní závislost barvy očí na sofistikovanosti jak u mužů ($p = 0.846$; $\eta^2 = 0.001$), tak u žen ($p = 0.874$; $\eta^2 = 0.001$). Barva očí neměla vliv ani na hodnocení sofistikovanosti mužů a žen.

4.3.3. Dominance

V první části výzkumu se hodnocení dominance zúčastnilo také 31 hodnotitelů, z toho 15 mužů a 16 žen (tab. 5.). Jejich věkový průměr byl 23,4 let (muži – 23,9; ženy – 22,9). Barva očí hodnotitelů: 7 hnědookých a 9 modroookých mužů, 10 hnědookých a 5 modroookých žen.

V případě dominance korelovala barva očí s touto vlastností pouze u mužů ($p = 0.039$; $\eta^2 = 0.108$), zatímco na dominanci žen neměla barva očí žádný vliv ($p = 0.942$; $\eta^2 = 0.000$). Barva očí mužů se tedy signifikantně projevuje na hodnocení dominance, přičemž sílu efektu můžeme považovat za středně silnou ($\eta^2 = 0.108$).

Pokud vyjádříme vliv barvy očí na dominanci mužů graficky, zjistíme že hnědoocí muži byli zřetelně hodnoceni jako dominantnější oproti mužům s modrými očima (graf 1.).



Graf 1. Rozdíly mezi hodnocenou dominancí modroookých mužů (vlevo) a hnědookých mužů (vpravo) znázorněné boxplotem

Dominance je vyjádřena v z-skóre, horizontální úsečka označuje medián, vertikální úsečky (*whiskers*) vyznačují směrodatné odchylky a kroužek odlehlé hodnoty.

4.3.4. Dominance mužů s modifikovanou barvou očí

V druhé části experimentu jsme použili pouze sadu fotografií mužů, kterým jsme modifikovali barvu očí na barvu opačnou. Cílem bylo porovnat signifikantní závislost barvy očí z prvního pokusu, která se projevila při hodnocení dominance u mužů. Použili jsme stejné fotografie jako v prvním pokusu, přičemž původně modroookým mužům byla barva změněna na hnědou, hnědookým pak na modrou. V sadě fotografií tedy bylo 40 mužů, polovina přebarvená na modrooke a polovina na hnědooke.

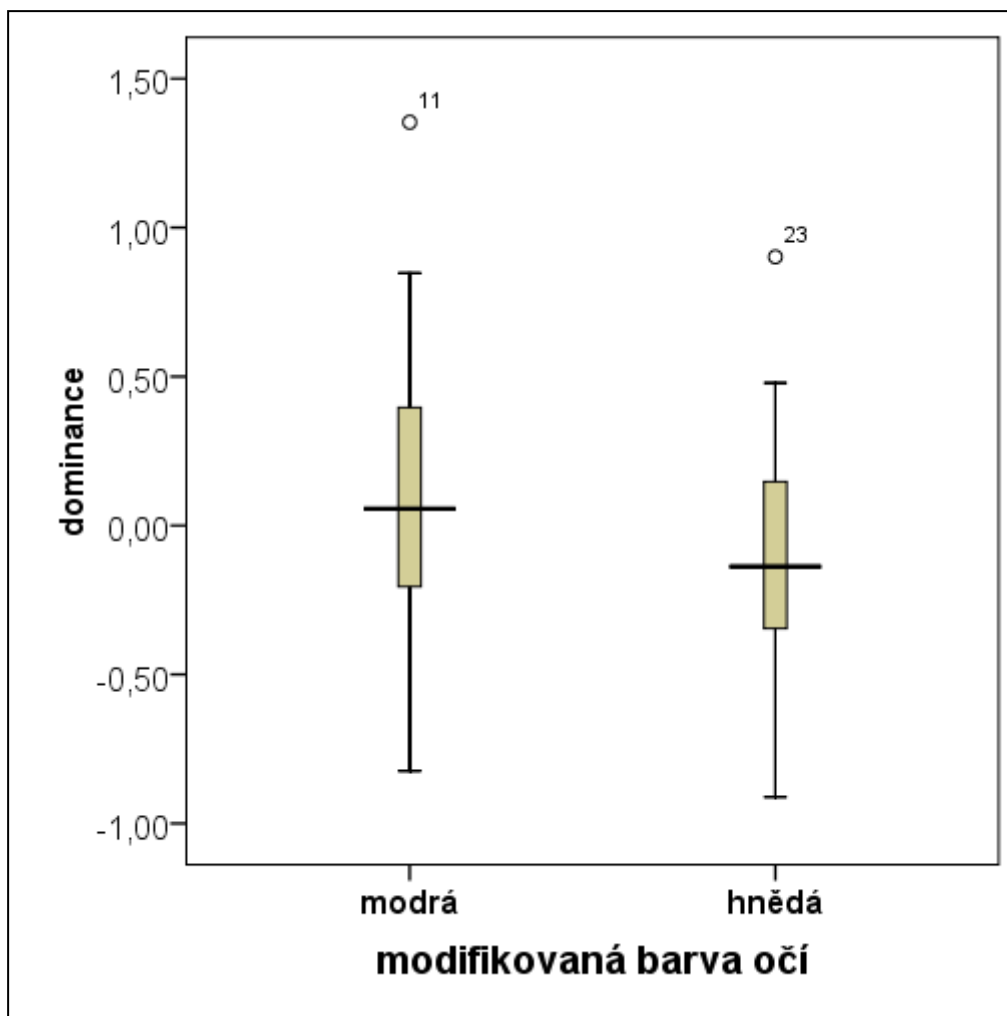
Hodnocení se tentokrát zúčastnilo 40 lidí, z toho 19 mužů a 21 žen (tab. 5.). Jejich průměrný věk byl 22,5 let (muži – 22,9; ženy – 22). Barva očí hodnotitelů: 8 hnědookých, 10 modroookých a 1 zelenooký muž, 10 hnědookých, 7 modroookých a 4 zelenooké ženy.

Ve výsledcích z této části experimentu se ukázalo, že závislost změněné barvy očí na dominanci není statisticky signifikantní ($p = 0.127$; $\eta^2 = 0.060$). Pokud bychom přesto porovnali hodnocení hnědookých a modroookých mužů, zjistili bychom, že naopak modroocí muži jsou hodnoceni jako dominantnější (graf 2.). Protože ale sledovaná korelace nebyla tak výrazná jako v prvním hodnocení (nemodifikovaná barva), nelze na základě těchto výsledků zcela vyloučit zjištěnou vyšší dominanci hnědookých mužů s přirozenou barvou očí.

Hodnocená vlastnost	Počet hodnotících mužů	Počet hodnotících žen
Atraktivita	15 (5 h, 9 m, 1 z)	16 (10 h, 5 m, 1 z)
Sofistikovanost	16 (6 h, 10 m)	15 (4 h, 11 m)
Dominance	16 (7 h, 9 m)	15 (10 h, 5 m)
Dominance 2	19 (8 h, 10 m, 1 z)	21 (10 h, 7 m, 4 z)

Tab. 5. Počet hodnotitelů podle pohlaví a barvy očí

Dominance 2 – hodnocení dominance fotografií s modifikovanou barvou očí; h, m, z – hnědá, modrá a zelená barva očí hodnotitelů



Graf 2. Rozdíly mezi hodnocenou dominancí mužů s modifikovanou modrou (vlevo) a hnědou (vpravo) barvou očí znázorněné boxplotem

Dominance je vyjádřena v z-skóre, horizontální úsečka označuje medián, vertikální úsečky (*whiskers*) vyznačují směrodatné odchylky a kroužky odlehlé hodnoty.

4.4. Diskuze

Ze sledovaných vlastností pouze u hodnocené dominance můžeme najít statisticky signifikantní vliv barvy očí. V případě atraktivity a sofistikovanosti barva očí s výsledky hodnocení nekorelovala. V první části experimentu působili hnědoocí muži jako dominantnější oproti mužům s modrými očima. Pokud se v druhé části pokusu původně hnědookým mužům modifikovala barva očí na modrou, byli tito muži (tzn. stejné fotografie ale se změněným očima na modrou barvu) stále hodnoceni jako dominantní. Naopak muži

„nově“ hnědoocí (původně modroocí) byli hodnoceni jako submisivní. Hodnocení dominance v druhém pokusu se ovšem neprokázalo jako dostatečně statisticky významné ($p = 0.127$).

Ze získaného souboru dat nelze vyvodit jednoznačný závěr o převažujícím vlivu některé z barev lidských očí na hodnocení osobnostních nebo vzhledových faktorů. Přesto nám experiment naznačuje sémantický význam barvy očí, který není doposud statisticky podložený. Hnědookost jako znak mužské dominance musíme ovšem považovat za parciální, pravděpodobně související s některými jinými znaky ve tváři. Obličejové rysy včetně barvy očí působí na hodnotitele jako celek. Zůstává otázkou, nakolik se na tomto dojmu podílí právě hnědá barva očí.

Jak plyne z několika studií (např. Mazur & al. 1994; Cunningham & al. 1990; Mueller & Mazur 1997), lze najít ve tváři charakteristické rysy, které určují vyšší dominanci a naopak rysy, jež vyvolávají dojem submisivity (Berry 1990). Tváře považované za dominantní mají širokou dolní čelist, široké lící kosti a široké, dopředu vystupující čelo s hustým obočím. Naopak u submisivně vypadajících obličejů nejsou tyto znaky vyvinuty. Taková tvář připomíná dětské rysy (*babyfacedness*) – kulatý obličej, relativně velké oči, řídké a vysoko položené obočí a hluboko položený kořen nosu. Dominantní obličejové znaky může způsobovat vyšší hladina testosteronu (Thornhill & Gangestad 1994), jenž bezprostředně ovlivňuje také dominantní chování (Mazur & Booth 1998). Je proto na místě se domnívat, že právě podle těchto znaků rozeznáme jedince dominantní od submisivních. I z tohoto důvodu je překvapivé, že hnědá barva očí koreluje s dominancí, přestože výrazných rysů pro dominanci najdeme v obličejí více. Pokud vyloučíme náhodu, je možné, že barva očí souvisí s některým z těchto či jiných znaků.

Zaměříme-li se na submisivní rysy v obličejí, můžeme dát do souvislosti hodnocenou submisivitu modroookých lidí a předpoklad, že submisivnější lidé mají relativně velké oči a hlouběji položený kořen nosu. Všechny tyto znaky dávají vyniknout právě očím v celkovém kontextu obličejí – jejich relativní velikost, nápadnost díky tvaru nosu a méně vystouplému čelu a v neposlední řadě i modrá barva. Modroookost by se tu tedy podílela na hodnocení submisivity v tom smyslu, že ještě silněji upozorňuje na její atributy. V tom případě by se modroookost stala v podstatě sama atributem submisivity. Jestliže obličejí s dětskými rysy vypadají jako submisivní, můžeme za jeden z těchto rysů považovat i modrou barvu očí, jež právě převažuje v ranném dětství (Bito & 1997). V jiných studiích jsou tváře s dětskými rysy hodnoceny jako vřelejší, ale také jako méně dominantní (Keating & Doyle 2002).

Muži, kteří vypadají dominantně, mají i více možností při výběru partnerek. Důsledkem jejich dominantního vzezření může být i vyšší sebevědomí. Opačné pohlaví zase očekává od dominantně vypadajících mužů sílu a lepší péči. Dominantní muž, respektive muž

vypadající dominantně těchto výhod využívá ve svůj prospěch a může si tak zvýšit svoji biologickou zdatnost (Mazur & al. 1994). Když tyto předpoklady konfrontujeme se závěry studie Laenga & al. (2007), zjistíme, že se strategií modrookých mužů při výběru partnerky může souviset i jejich větší míra submisivity. Jestliže si modrooký muž hledá modrookou partnerku s cílem zajistit si biologické otcovství, využívá zcela jiné možnosti, jak zvýšit svoji exkluzivní fitness než muži dominantní. Zatímco modrooký muž sází na jistotu, dominantní muž na své sebevědomí a fyzické rysy.

Nakolik tyto úvahy odpovídají realitě, nemůžeme z více důvodů potvrdit. Výzkum je svým rozsahem spíše malý a lze ho z několika důvodů označit za preliminární. Tyto důvody jsou podle mého názoru následující:

- 1) Studie zatím pouze otevírá problematiku barvy očí ve vztahu k některým osobnostním faktorům;
- 2) používá dva osobnostní faktory a jeden vzhledový;
- 3) vyžaduje komparaci s jiným prostředím – jejím předmětem je vzorek české populace, nikoliv některé další;
- 4) ke svým účelům používá pouze hodnocení fotografií;
- 5) neporovnává přisuzovanou a skutečnou charakteristiku hodnocených osob.

5. Závěr

Pro mnoho organismů jsou oči důležitým prostředkem komunikace. Pro řadu bezobratlých, mezi nimiž musíme na předním místě jmenovat motýly, hrají exponované oční skvrny rozhodující roli při střetnutí s predátorem nebo v některých případech v pohlavním výběru. V evoluci těchto sémantických orgánů docházelo k složitým strukturálním změnám, které probíhaly u různých druhů často odlišným způsobem. Významem, který očním skvrnám přisuzujeme, se však neliší.

Také v evoluci člověka hraje obraz očí významnou roli. Člověk jako jediný druh má zřetelně viditelnou scleru, jež dává vyniknout pohybu očí a tím i umožňuje sledovat směr pohledu. Kontrast duhovky a sclery tedy podporuje vnitrodruhovou komunikaci.

Zvláštním a dosud ne zcela uspokojivě vysvětleným aspektem lidských očí je barva duhovky. V populaci evropského původu najdeme několik odstínů od světle šedé až po tmavě hnědou. Barva duhovky je znak geneticky polymorfní. Za barvou očí stojí tedy více genů, jež tento znak v různé míře ovlivňují. Mutace zodpovědné za modrookost se fixovaly v evropské populaci v neolitickém období.

Podle některých studií má barva očí rodičů vliv na pozdější výběr partnera (Little & al.). Laeng & al. (2007) předpokládá, že modrooký muž má větší jistotu otcovství, pokud si vybere partnerku rovněž s modrými očima. Dítě by s největší pravděpodobností mělo mít také modrou barvu očí, čímž se zvyšuje naděje, že dítě je vlastní.

Z našeho výzkumu, v němž jsme zjišťovali vliv barvy očí na hodnocení dominance, atraktivity a sofistikovanosti, plyne, že hnědoocí muži jsou hodnoceni jako dominantnější než muži modroocí. Při změně barvy očí se znovu projevila vyšší míra dominance u stejných fotografií, tedy tentokrát u mužů s modrými očima (byla však statisticky nesignifikantní). Přesto předpokládáme, že ve vztahu mezi barvou očí a dominantním vzhledem existuje určitá závislost. Jestliže modroocí muži působí submisivnějším dojmem, je možné, že tato charakterová vlastnost souvisí s více fyziognomickými rysy v obličeji. Pokud jsou muži s nápadnějšíma očima (Berry 1990) považováni za submisivní, může tento vjem podporovat i světlá forma duhovky. Předpoklad vyšší submisivity modrookých mužů by byl ve shodě s Laengovou „hypotézou jistoty otcovství“ modrookých mužů (Laeng & al. 2007).

6. Literatura

- ABBIE, A.A. & ADEY, W. R. (1953). Pigmentation in a central Australian tribe with special reference to fair-headedness. *American Journal of Physical Anthropology* 11: 339-359.
- APICELLA, C. L. & MARLOWE, F. W. (2004). Perceived mate fidelity and paternal resemblance predict men's investment in children. *Evolution and Human Behavior* 25: 371-378.
- ANONYMUS (2008). Maxim's audience prefers brunettes; distribution is bimodal. *Gene Expression* [online]. dostupné z <http://www.gnXP.com/blog/2008/07/maxims-audience-prefers-brunettes.php>. 2008-07-06 (cit. 2009-09-02).
- BARON-COHEN, S., WHEELWRIGHT, S., & JOLLIFFE, T. (1997). Is there a "language of the eyes"? Evidence from normal adults, and adults with autism or Asperger syndrome. *Visual Cognition* 4: 311-331.
- BARON-COHEN, S., WHEELWRIGHT, S., HILL, J., RASTEY, Y. & PLUMB, I. (2001). The 'reading the mind in the eyes' test revised version: a study with normal adults, and adults with Asperger syndrome or high-functioning autism. *Journal of Child Psychology & Psychiatry* 42: 241-252.
- BEALS, R. L. & HOIJER, H. (1965). *An introduction to anthropology*. Macmillan, New York.
- BERRY, D. S. (1990). Taking People at Face Value: Evidence for the Kernel of Truth Hypothesis. *Social Cognition* 8: 343-361.
- BITO, L. Z., MATHENY, A., CRUICKSHANKS, K. J., NONDAHL, D. M. & CARINO, O. B. (1997). Eye color changes past early childhood. The Louisville twin study. *Archives of Ophthalmology* 115: 659-663.
- BLAŽEK, V. & TRNKA R. (eds.) (2009). *Lidský obličej: Vnímání tváře z pohledu kognitivních, behaviorálních a sociálních věd*. Karolinum, Praha.
- BORNSTEIN, M. H. (1973). Color vision and color naming: a psychophysiological hypothesis of cultural difference. *Psychological Bulletin* 80: 257-285.
- BRUNETTI, C. R., SELENGE, J. E., MONTEIRO, A., FRENCH, V., BRAKEFIELD, P. M. & CARROLL, S. B. (2001). The generation and diversification of butterfly eyespot color patterns. *Current Biology* 11: 1578-1585.
- CARPENTER, M., TOMASELLO, M. & SAVAGE-RUMBAUGH, S. (1995). Joint attention and imitative learning in children, chimpanzees, and enculturated chimpanzees. *Social Development* 4: 18-37.
- CARPENTER, M., NAGELL, K. & TOMASELLO, M. (1998). Social cognition, joint attention, and communicative competence from 9 to 15 months of age. *Monographs of the Society for Research in Child Development* 255.

- CATTELL, R. B., EBER, H. W. & TATSUOKA, M. M. (1970). Handbook for the sixteen personality factor questionnaire (16 PF®). Institute for personality and ability testing, Champaign.
- CAVALLI-SFORZA, L. L., MENOZZI, P. & PIAZZA, A. (1994). The history and geography of human genes. Princeton University Press, Princeton.
- CONN, S. R. & RIEKE, M. L. (1994). The 16PF Fifth Edition Technical Manual. Institute for Personality and Ability Testing, Inc., Champagne.
- COON, C.S. (1939). The Races of Europe. Macmillan, New York.
- COSS, R. G. (1968). The Ethological Command in Art. *Leonardo* 1: 273-287.
- CUNNINGHAM, M. R., BARBEE, A. P. & PIKE, C. L. (1990). What do women want? Facial metric assessment of multiple motives in the perception of male facial physical attractiveness. *Journal of personality and social psychology* 59: 61-72.
- DAVENPORT, G.C. & DAVENPORT, C.B. (1907). Heredity of eye-color in man. *Science* 26: 590-592.
- DOLIN, P. J. (1994). Ultraviolet radiation and cataract: a review of the epidemiological evidence. *British Journal of Ophthalmology* 78: 478-482.
- DUFFY D. L., BOX N. F., CHEN W., PALMER J. S., MONTGOMERY G. W., JAMES M. R., HAYWARD N. K., NICHOLAS G., MARTIN N. G., STURM R. A. (2007). A threesingle-nucleotide polymorphism haplotype in intron 1 of *OCA2* explains most human eye-color variation. *American Journal of Human Genetics* 80: 241-252.
- DUFFY D. L., BOX N. F., CHEN W., PALMER J. S., MONTGOMERY G. W., JAMES M. R., HAYWARD N. K., NICHOLAS G., MARTIN N. G., STURM R. A. (2004). Interactive effects of MC1R and *OCA2* on melanoma risk phenotypes. *Human Molecular Genetics*.13: 447-461.
- EIBERG H. & MOHR J. (1996). Assignment of genes coding for brown eye colour (BEY2) and brown hair colour (HCL3) on chromosome 15q. *European Journal of Human Genetics* 4: 237-241.
- EIBERG, H., TROELSEN, J., NIELSEN, M., MIKKELSEN, A., MENGEL-FROM, J., KJAER, K. W. & HANSEN, L. (2007). Blue eye color in humans may be caused by a perfectly associated founder mutation in a regulatory element located within the *HERC2* gene inhibiting *OCA2* expression. *Human Genetics* 123: 177-187.
- ENDLER, J. A. (1980). Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34: 76-91.
- ERBAN, V. (2006). Maska & Tvář: Hra s identitou v mezikulturních proměnách. *Uni* 4: 31-38.
- FROST, P. (2006). European hair and eye color: A case of frequency-dependent sexual selection? *Evolution and Human Behavior* 27: 85-103.

- FROST, P. (2008). Maps of European hair and eye color [online]. dostupné z <http://evoandproud.blogspot.com/2008/06/maps-of-european-hair-and-eye-color.html>. 2008-06-17 (cit. 2009-09-02).
- FRUDAKIS, T., THOMAS, M., GASKIN, Z., VENKATESWARKU, K., CHANDRA, K. S., GINJUPALLI, S., GUNTURI, S., NATRAJAN, S., PONNUSWAMY, V. K. & PONNUSWAMY, K. N. (2003). Sequences Associated With Human Iris Pigmentation. *Genetics* 165: 2071–2083.
- FUJITA, K., WATANABE, K., WIDARTO, T. H., & SURYOBOTO, B. (1993). Discrimination of macaques by macaques: the case of the Sulawesi species. *Primates* 34: 141–150.
- HARDING, R. M., HEALY, E., RAY, A. J., ELLIS, N. S., FLANAGAN, N., TODD, C., DIXON, C., SAJANTILA, A., JACKSON, I. J., BIRCH-MACHIN, M. A., & REES, J. L. (2000). Evidence for variable selective pressures at MC1R. *American Journal of Human Genetics* 66: 1351–1361.
- HARE, B. & TOMASELLO, M. (2004). Chimpanzees are more skillful in competitive than in cooperative cognitive tasks. *Animal Behaviour* 68: 571–581.
- HELGASON, A., PÁLSSON, G., PEDERSEN, H. S., ANGULALIK, E., GUNNARSDÓTTIR, E. F., YNGVADÓTTIR, B. & STEFÁNSSON, K. (2006). mtDNA Variation in Inuit Populations of Greenland and Canada: Migration History and Population Structure. *American Journal of Physical Anthropology* 130:123–134.
- HERMANN, E. & TOMASELLO, M. (2006). Apes' and children's understanding of cooperative and competitive motives in a communicative situation. *Developmental Science* 9: 518–529.
- HILL, C. T., RUBIN, Z., & PEPLAU, L. A. (1976). Breakups before marriage: the end of 103 affairs. *Journal of Social Issues* 32: 147–168.
- HINSZ, V. B. (1989). Facial resemblance in engaged and married couples. *Journal of Social and Personal Relationships* 6: 223–229.
- JABLONSKI, N. G. (2004). The evolution of human skin and skin color. *Annual Review of Anthropology* 33: 585–623.
- JACK, R. E., BLAIS C., SCHEPEERS C., SCHYNS P. G. & CALDARA R. (2009). Cultural Confusions Show that Facial Expressions Are Not Universal. *Current Biology*. DOI: 10.1016/j.cub.2009.07.051
- JANNOT, A.S., MEZIANI, R., BERTRAND, G., GERARD, B., DESCAMPS, V., ARCHIMBAUD, A., PICARD, C., OLLIVAUD, L., BASSET-SEGUIN, N., KEROB, D., LANTERNIER, G., LEBBE, C., SAIAG, P., CRICKX, B., CLERGET-DARPOUX, F., GRANDCHAMP, B., SOUFIR, N. & MELAN-COHORT (2005). Allele variations in the OCA2 gene (pink-eyed-dilution locus) are associated with genetic susceptibility to melanoma. *European Journal of Human Genetics* 13: 913–920.

- JEDLICKA, D. (1980). A test of the psychoanalytic theory of mate selection. *Journal of Social Psychology* 112: 295–299.
- JENNES, D. (1921). The „Blond“ Eskimos. *American Anthropologist*, New Series 23: 257–267.
- KAMINSKI, J., CALL, J. & TOMASELLO, M. (2004). Body orientation and face orientation: two factors controlling apes' begging behavior from humans. *Animal Cognition* 7: 216–223.
- KAPLAN, G. & ROGERS, L. J. (2002). Patterns of gazing in orangutans. *International Journal of Primatology* 23: 501–526.
- KAYSER, M., LIU, F., JANSSENS, A. C. J. W., RIVADENEIRA, F., LAO, O., van DUIJN, K., VERMEULEN, M., ARP, P., JHAMAI, M. M., van IJCKEN, W. F. J., den DUNNEN, J. T., HEATH, S., ZELENIKA, D., DESPRIET, D. D. G., KLAVER, C. C. W., VINGERLING, J. R., de JONG, P. T. V. M., HOFMAN, A., AULCHENKO, Y. S., UITTERLINDEN, A. G., OOSTRA, B. A. & van DUIJN, C. M. (2008). Three Genome-wide Association Studies and a Linkage Analysis Identify HERC2 as a Human Iris Color Gene. *The American Journal of Human Genetics* 82: 411–423.
- KEATING, C. F. & DOYLE, J. (2002). The face of desirable mates contain mixed social status cues. *Journal of Experimental Social Psychology*. 38: 414 – 424.
- KENDRICK, K. M., HINTON, M. R., & ATKINS, K. (1998). Mothers determine male sexual preferences. *Nature* 395: 229–230.
- KLEISNER, K. (2008). Homosemiosis, Mimicry, and Superficial Similarity: Notes on the conceptualization of independent emergence of similarity in biology. *Theory in Biosciences* 127: 15–21.
- KLEISNER K. & MARKOŠ A. (2005). Semetic rings: towards the new concept of mimetic resemblances. *Theory in Biosciences* 123: 209–222.
- KOBAYASHI, H. & KOHSHIMA, S. (1997). Unique morphology of the human eye. *Nature* 387: 767–768.
- KOBAYASHI, H. & KOHSHIMA, S. (2001). Unique morphology of the human eye and its adaptive meaning: comparative studies on external morphology of the primate eye. *Journal of Human Evolution* 40: 419–435.
- KOENIG, O. (1975). *Urmotiv Auge*. Piper, München.
- KOMÁREK, S. (1991). Die Augenmuster auf den Hinterflügeln der Gattung *Smerinthus* (Lepidoptera: Sphingidae) und ihre Evolution. *Ann. Naturhist. Mus. Wien, Ser. B, Bot.-Zool.* 91: 99–112.
- KOMÁREK, S. (2004). Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. *Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*. Dokořán, Praha.

- KOMÁREK, S. (1997). Vznik, vývoj a eko-etologické významy křídelních kreseb u motýlů. pp. 99-136 in: Dějiny biologického myšlení. Vesmír, Praha.
- KOTRČOVÁ, A., HANUŠOVÁ, J., PIVOŇKOVÁ, V., FLEGR, J. & HAVLÍČEK, J. (2006). Přisuzování osobnostních rysů na základě vzhledu obličeje. In: Sborník z konference Kognice 2006, Praha. Sikl, R., Spok, D., Heller, D., Voboril, D. & Lukavský, J. (eds.). PsU AV CR, Prague. pp. 81-84.
- LAENG, B., MATHISEN, R. & JOHNSEN, J.-A. (2007). Why do blue-eyed men prefer women with the same eye color? Behavioral ecology and sociobiology 61: 371–384.
- LANGLOIS, J. H., KALAKANIS, L. E., RUBENSTEIN, A. J., LARSON, A. D., HALLAM, M. J. & SMOOT, M. T. (2000). Maxims and myths of beauty: A meta-analytic and theoretical review. Psychological Bulletin 126: 390–423.
- LÉVI-STRAUSS, C. (1996). Cesta masek. Dauphin, Liberec / Praha.
- LINDOVÁ, J., NOVOTNÁ M., HAVLÍČEK J., JOZÍFKOVÁ E., SKALLOVÁ A., KOLBEKOVÁ, P., HODNÝ, Z., KODYM, P. & FLEGR, J. (2006). Gender differences in behavioural changes induced by latent toxoplasmosis. International Journal for Parasitology 36: 1485–1492.
- LITTLE, A. C., PENTON-VOAK, I. S., BURT D. M., PERRETT & D. I. (2003). Investigating an imprinting-like phenomenon in humans: Partners and opposite-sex parents have similar hair and eye colour. Evolution and Human Behavior 24: 43–51.
- LIU, F., van DUIJN, K., VINGERLING, J. R., HOFMAN, A., UITTERLINDEN, A.G, JANSSENS, A. C. J. W. & KAYSER, M. (2009). Eye color and the prediction of complex phenotypes from genotypes. Current Biology 19: R192-R193.
- LUNDMANN, B.J. (1977). The Races and Peoples of Europe. IAAEE, New York.
- MAZUR, A., HALPERN, C. & UDRY, J. (1994). Dominant looking male teenagers copulate earlier. Ethology and Sociobiology 15: 87–94.
- MAZUR, A. & BOOTH, A. (1998). Testosterone and dominance in men. Behavioral and Brain Sciences 21: 353–397.
- MCMILLAN, W. O., MONTEIRO, A. & KAPAN, D. D. (2002). Development and evolution on the wing. Trends in Ecology and Evolution 17: 125-133.
- MERCKX, T. & VAN DYCK, H. (2002). Interrelations among habitat use, behavior, and flight-related morphology in two cooccurring Satyrine Butterflies, *Maniola jurtina* and *Pyronia tithonus*. Journal of Insect Behavior 15: 541-561.
- MUELLER, U. & MAZUR, A. (1997). Facial dominance in *Homo sapiens* as honest signaling of male quality Behavioral Ecology 8: 569-579.
- NEALE, M. C., NEALE, B. M. & SULLIVAN, P. F. (2002). Nonpaternity in linkage studies of extremely discordant sib pairs. American journal of human genetics 70: 526–529.

- NIJHOUT H. F. (1991). The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- NOICE, H. H. (1922). Further Discussion of the "Blond" Eskimo. *American Anthropologist*, New Series: 24: 228-232.
- PÁLSSON, G. & HELGASON, A. (2003). Blonds, lost and found: Representation of genes, identity, and history. *Developing World Bioethics* 3: 159-169.
- PÁLSSON, G. (2008). Genomic anthropology. Coming in from the cold? *Current Anthropology* 49: 545-568.
- PERRETT, D. I., PENTON-VOAK, I. S., LITTLE, A. C., TIDDEMAN, B. P., BURT, D. M., SCHMIDT, N., OXLEY, R., & BARRETT, L. (2002). Facial attractiveness judgements reflect learning of parental age characteristics. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269: 873–880.
- PIANKA, E. R. & PIANKA, H. D. (1970). The ecology of *Moloch horridus* (Lacertilia: Agamidae) in Western Australia. *Copeia* 1970: 90-103.
- PORTMANN, A. (1960). *Neue Wege der Biologie*. Piper, München.
- PROTA G., HU D., VINCENSI M. R., MCCORMICK, S. A. & NAPOLITANO A. (1998). Characterization of Melanins in Human Irides and Cultured Uveal Melanocytes From Eyes of Different Colors. *Experimental Eye Research* 67: 293-299.
- REICH, D. E., CARGILL, M., BOLK, S., IRELAND, J., SABETI, P. C., RICHTER, D. J., LAVERY, T., KOUYOU MJIAN, R., FARHADIAN, S. F., WARD, R., & LANDER, E. S. (2001). Linkage disequilibrium in the human genome. *Nature* 411: 199–204.
- RIPLEY, W. Z. (1899). *The Races of Europe*. D. Appleton, New York.
- ROBBINS, R. K. (1981). The “false head” hypothesis: predation and wing pattern variation of lycaenid Butterflies. *American Naturalist* 118: 770-775.
- ROSMAN, A. & RUBEL, P. G. (1995). *The Tapestry of Culture: an Introduction to Cultural Anthropology*. McGraw-Hill, New York.
- RUSHTON, J. P. (1988). Genetic similarity, mate choice, and fecundity in humans. *Ethology and Sociobiology* 9: 329–333.
- ŘÍČAN, P. (1975). In: CATTELL, R. B. Šestnáctifaktorový dotazník 16PF (příručka), Psychodiagnostika, Praha.
- SCHWANWITSCH, B. N. (1926). On the modes of evolution of the wing-pattern in Nymphalids and certain other Families Of the Rhopalocerous Lepidoptera. *Proceedings of the Zoological Society of London, ser. B*: 493-508.
- SCHWANWITSCH, B. N. (1928). Studies upon the wing-pattern of *Pierella* and related genera of South American Satyridan butterflies. *Zoomorphology* 10: 432-532.

- SENJU, A., YAGUCHI, K., TOJO, Y. & HASEGAWA, T. (2003). Eye contact does not facilitate detection in children with autism. *Cognition* 89, B43-B51.
- SHORT, G. B. (1975). Iris pigmentation and photopic visual acuity: A preliminary study. *American Journal of Physical Anthropology* 43: 425–434.
- SINGH, A. D., RENNIE, I. G., SEREGARD, S., GIBLIN, M. & MCKENZIE, J. (2004). Sunlight exposure and pathogenesis of uveal melanoma. *Survey of Ophthalmology* 49: 419-428.
- STEVENS, M. (2005). The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews* 80: 573-588.
- STRUCK, B. (1922). In: GUNENTHER, H. F. K. *Rassenkunde des deutschen Volkes*. J. F. Lehmanns Verlag, Munich. pp. 232-233.
- STURM, R. A., DUFFY, D. L., ZHAO, Z. Z., LEITE, F. P. N., STARK, M. S., HAYWARD, N. K., MAARTIN, N. G. & MONTGOMERY, G. W. (2008). A Single SNP in an Evolutionary Conserved Region within Intron 86 of the HERC2 Gene Determines Human Blue-Brown Eye Color. *The American Journal of Human Genetics* 82: 424–431.
- STURM & FRUDAKIS (2004). Eye colour: portals into pigmentation genes and ancestry. *Trends in Genetics* 20: 327-332.
- SÜFFERT, F. (1929). Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung. *Wilhelm Roux` Archiv für Entwicklungs Mechanik der Organismen* 120: 229-383.
- SÜFFERT, F. (1927). Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung. *Biologisches Zentralblatt* 47: 385-413.
- SULEM P., GUDBJARTSSON D. F., STACEY S. N., HELGASON A., RAFNAR T., MAGNUSSON K. P., MANOLESCU A., KARASON A., PALSSON A., THORLEIFSSON G., JAKOBSDOTTIR M., STEIBERG S., PÁLSSON S., JONASSON F., SIGURGEIRSSON B., THORISDOTTIR K., RAGNARSSON R., BENEDIKTSDOTTIR K. R., ABEN K. K., KIEMENEY L. A., OLAFSSON J. H., GULCHER J., KONG A., THORSTEINSDOTTIR U. & STEFANSSON K. (2007). Genetic determinants of hair, eye and skin pigmentation in Europeans. *Nature Genetics* 39: 1443-1452.
- TEMPLETON, A. R. (2002). Out of Africa again and again. *Nature* 416: 45–51.
- THELEN, T. H. (1983). Minority type human mate preference. *Social Biology* 30: 162–180.
- THORNHILL, R. & GANGESTAD, S. W. (1994). Human fluctuating asymmetry and sexual behavior. *Psychological Science* 5: 297–302.
- TOMASELLO, M. (2007). For Human Eyes Only. *New York Times* [online]. 2007-01-13 (cit. 2009-09-02).

- TOMASELLO, M., HARE, B., LEHMANN, H. & CALL, J. (2007). Reliance on head versus eyes in the gaze following of great apes and human infants: The cooperative eye hypothesis. *Journal of Human Evolution*: 52, 314–320.
- VALLIN, A., JACOBSON, S., LIND, J. & WIKLUND, C. (2005). Prey survival by predator intimidation: an experimental study of peacock butterfly defence against blue tits. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*: 272: 1203–1207.
- VIRCHOW, R. (1877). *Beiträge zur physischen Anthropologie der Deutschen mit besonderer Berücksichtigung der Friesen*. Berlin.
- VOS, D. R. (1995). Sexual imprinting in zebra-finch females: do females develop a preference for males that look like their father? *Ethology* 99: 252–262.
- WIEDERMAN, M. W. (1997). Extramarital sex: prevalence and correlates in a national survey. *The Journal of Sex Research* 34: 167–174.
- WILSON, G. D., & BARRETT, P. T. (1987). Parental characteristics and partner choice: some evidence for Oedipal imprinting. *Journal of Biosocial Science* 19: 157–161.
- ZAJONC, R. B., ADELMANN, P. K., MURPHY, S. T., & NIENDENTHAL, P. M. (1987). Convergence in the physical appearance of spouses. *Motivation and Emotion* 11: 335-346.
- ZHU G., EVANS D. M., DUFFY D. L., MONTGOMERY G. W., MEDLAND S. E., GILLESPIE N. A., EWEN K. R., JEWELL M., LIEW Y. W., HAYWARD N. K., STURM R. A., TRENT J. M. & MARTIN N. G. (2004). A Genome Scan for Eye Color in 502 Twin Families: Most Variation is due to a QTL on Chromosome 15q. *Twin Research* 7: 197-210.

7. Příloha

Kočnar, T. & Kleisner, K. (2009). Oko za Oko: Struktura a význam v evoluci ornamentury organismálních povrchů. In: Krása, krajina, příroda. Kapitoly o roli estetických hodnot ve vztahu k přírodě, krajině a životnímu prostředí: Stíbrál, K., Dadejík, O. (Eds), Muni Press, Masarykova Universita Brno; Forthcoming.

Oko za oko: Struktura a význam v evoluci ornamentury organismálních povrchů

Tomáš Kočnar & Karel Kleisner

Sémantické orgány

Vnější povrchy živočichů nejsou jen pouhým rozhraním, jež odděluje vnitřek od vnějšku, ba nejsou ani povrchním nátěrem na nepohnutém fundamentu organizované jednoty masa, kostí, krve a hlenu. Řečeno s Adolfem Portmannem, neprůhledné vnější povrchy těl organismů představují zcela svébytné struktury, které hrají v životě organismu stejně důležitou roli jako všechny jeho struktury vnitřní.³ Zmiňovaná neprůhlednost povrchu není žádnou samozřejmostí, nýbrž aktivním a taxonově specifickým výkonem organismu, jenž nabývá svého výrazu v procesu morfogeneze. Můžeme pouze spekulovat, zda přechod od nijak nespecifikovaných primordiálních povrchů, ne zcela nepodobných mléčně-bílkovinnému zbarvení embryí, šel ruku v ruce s evolucí zrakových orgánů. Jak se často říká, orgán dělá funkci a funkce dělá orgán. Proto u skrytě žijících forem života, jako je většina troglobiontů, pedobiontů či endoparazitů, pozorujeme druhotnou ztrátu pigmentace a ornamentury povrchu, která pozbyla svou sémantickou funkci a stala se jakýmsi rudimentem. Exponované vnější povrchy organismů nabývají sémantické funkce, a představují tedy „sémantické orgány“ (zkráceně sémy; angl. *seme*).⁴ Rafinovanost strukturace exponovaných povrchů živých bytostí je stejně nebanálním jevem jako například architektura pohybového aparátu, bez jehož vyváženosti by celek nebyl v přirozených podmínkách životaschopný. Sémantické orgány nejsou totožné vnějším povrchům ve smyslu materiálním (např. srst, opeření, pigmentace integumentu). Spíše bychom měli říct, že sémantické orgány jsou s vnějšími povrchy organismů soupodstatné z hlediska nazírání. Podstatné je to, co se jeví jako vnější a exponované, nikoli to, co anatomicky ohraničuje vnitřek. Mluvíme zde o orgánech, na jejichž formaci se nepodílejí pouze struktury vnější, nýbrž i vnitřní; i červená barva krevního barviva doladuje více či méně naši tvářnost. Ale to ještě nestačí k tomu, abychom vnější povrch nebo jeho část mohli nazvat orgánem sémantickým. Sémantický orgán

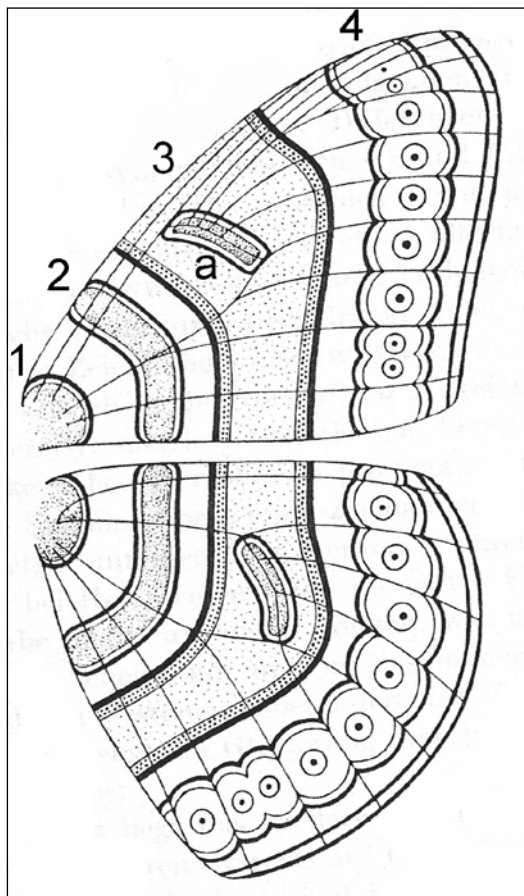
3 Portmann, A. (1990). *Essays in philosophical Zoology by Adolf Portmann. The living form and seeing eye*. Lewiston: Edwin Mellen, str. 25.

4 Kleisner, K., Markoš, A. (2005). Semetic rings: towards the new concept of mimetic resemblances. *Theory in Biosciences* 123, str. 209–222.

totiž nutně předpokládá adresáta, který exponované struktury přiřadí význam. Tento význam je vždy specifický umweltu (žitému světu) daného adresáta. Můžeme tedy prohlásit, že sémantické orgány nabývají svých specifík a významu až v závislosti na umweltu interpreta. Skvělým příkladem sémantického orgánu jsou oční skvrny na křídlech motýlů. Zatím prozradíme pouze tolik, že se jedná o útvary, které mají různě ovlivňovat chování adresáta. Pokud tyto kruhové koncentrické útvary získají význam očí v umweltu jednoho či více adresátů, potom již nemůžeme vést dělicí linii mezi falešnou nápodobou (oční skvrnou) a pravým okem (orgán zraku). Ač mají pravé oči a falešná oka zcela jiný původ, v umweltu zvířecího interpreta spadají v jeden význam; takové struktury jsou označovány jako *homosémiotické*.¹ Toto má klíčový význam pro evoluci sémantických orgánů a fenoménu mimikry obecně: pouze takové koncentrické struktury, které získají význam očí v umweltu daného adresáta, mohou být dále selektovány a zdokonalovány v průběhu evoluce.

Obr. 1. Základní stavební plán kresby podle Süfferta (1927): 1 – bazální element; 2 – subbazální systém symetrie; 3 – centrální systém symetrie; a – diskoidální element; 4 – řada marginálních očí

1 Kleisner, K. (2008). Homosemiosis, Mimicry, and Superficial Similarity: Notes on the Conceptualization of Independent Emergence of Similarity in Biology. *Theory in Biosciences*, 126, (v tisku).



Morfologická rozmanitost očních skvrn

Celková křídelní kresba motýlů a její jednotlivé vzory, mezi něž patří i oční skvrny, vykazují vysokou strukturální variabilitu. Projevuje se jak na dorsální, tak i ventrální straně předních a zadních křídel. V této mnohotvárnosti nalezneme ovšem některé ustálené formy, jako jsou monochromatická zbarvení, pruhování podél křídelních žilek, transversální pruhování nebo nespecifikované skvrny. Samotná skutečnost, že se v kresbách rozdílných druhů některý motiv opakuje, vybízí ke komparaci a hledání společného jmenovatele. Toho se ujali ve 20. letech 20. století nezávisle na sobě biologové Fritz Süffert v Německu a Boris N. Švanvič v Rusku. Celou šíři kresebných vzorů sjednotili do jednoho *základního stavebního plánu*. U jednotlivých druhů pak pozorujeme kresbu v různém stupni redukce základního stavebního plánu a rozvíjení či kombinaci jeho dílčích prvků. Švanvič² charakterizuje základní plán jako abstrakci, v níž vystupují všechny vzory ve své idealizované podobě. Homologizaci jednotlivých kresebných komponent u různých čeledí řádu Lepidoptera nazývá *prototyp*. Prototyp nepředstavuje hypotetického společného předka, ale lze díky němu porovnávat kresby a seřadit je od základních po nejvíce aberantní.³ Stejný princip

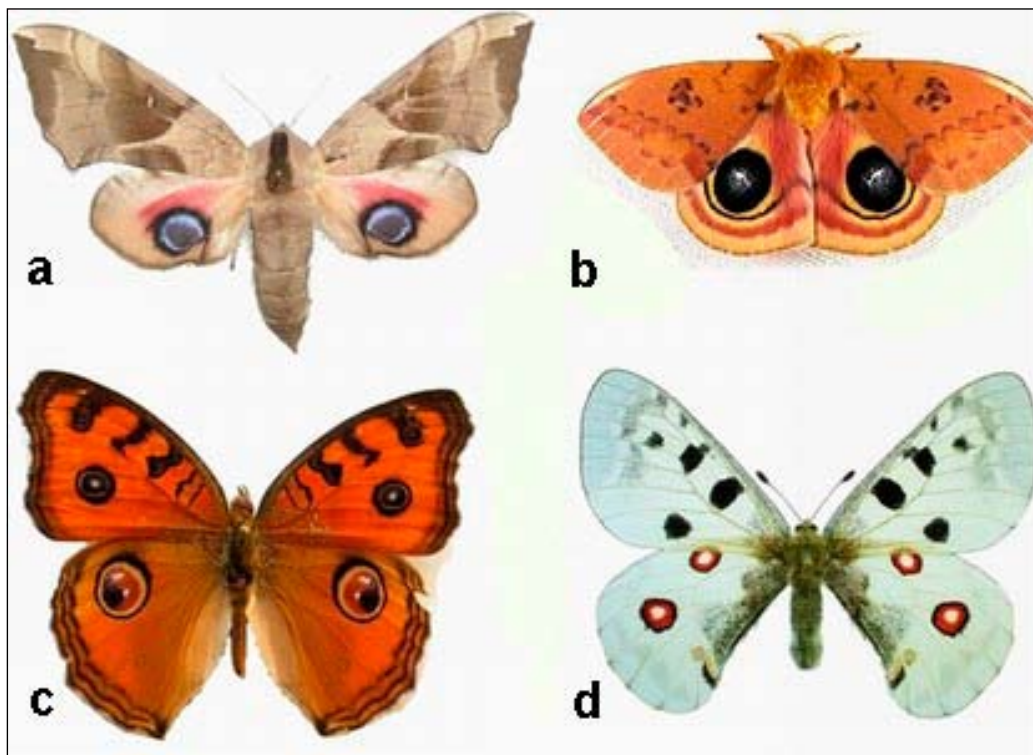
- 2 Schwanwitsch, B. N. (1924). On the Ground-plan of Wing-pattern in Nymphalids and certain other Families of the Rhopaloceros Lepidoptera. *Proceedings of the Zoological Society of London, ser. B*, 34, str. 509–528.
- 3 Ibid.; Schwanwitsch, B. N. (1928). Studies upon the wing-pattern of *Pierella* and related genera of South American Satyridan butterflies. *Zoomorphology*, 10, str. 432–532.

použil Süffert⁴, na jehož koncepci *nymphalidního základního plánu* navazují i moderní výzkumy křídelních kreseb.⁵ Süffertovo schéma (obr. 1) sestává ze čtyř systémů symetrie, orientovaných kolmo na proximo-distální osu křídla. V evoluci ornamentury motýlích křídel a zvláště pak očních skvrn hraje nejdůležitější roli *centrální systém symetrie* a *řada marginálních oček*.

Oční skvrny motýlů lze klasifikovat do několika skupin právě podle jejich odlišného strukturálního původu. První skupinou jsou oční skvrny u baboček (Nymphalidae) a okáčů (Satyridae), které vznikají v oblasti řady marginálních oček (obr. 2c). Charakter očních skvrn však získávají tato oka až dalším vývojem, který je u různých zástupců obou čeledí často zcela jiný.

4 Süffert, F. (1927). Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung. *Biologisches Zentralblatt*, 47, str. 385–413.

5 K tomu viz např. Nijhout, H. F. (1991). *The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns*. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press, str. 23–50; Brunetti, C. R., Selegue, J. E., Monteiro, A., French, V., Brakefield, P. M. & Carroll, S. B. (2001). The generation and diversification of butterfly eyespot color patterns. *Current Biology* 11, str. 1578–1585.



Obr. 2. Příklady morfologické rozmanitosti očních skvrn některých motýlů: a – lišaj *Smerinthus planus*; b – martináč *Automeris io*; c – babočka *Junonia almana*; d – jasoň *Parnassius apollo*

Důvody, proč lze předpokládat původ těchto očních skvrn právě v této části kresby, uvádí Süffert⁶ v následujících bodech: 1) Řada marginálních oček je tvořena skvrnami více či méně dokonalými, jejichž středy leží mezi dvěma křídelními žilkami; 2) některá z těchto oček se natolik zvětší, že svým objemem přesahují více křídelních buněk a v extrémním případě pak dochází ke splynutí v jednu velkou oční skvrnu, mající svůj původ v řadě marginálních oček; 3) dochází k radiálnímu přemístění očního centra podél středu křídelní buňky buď ve směru k okraji nebo k bázi křídla. Zejména v případě proximálního posunu se mohou narušit kresebné útvary, pocházející až z centrálního systému symetrie. Druhou skupinu tvoří oční skvrny martináčů (Saturnidae; obr. 2b) a můrovitých (Noctuidae). Vytvářejí se z *diskoidálního elementu*, který je vázán svou polohou na diskoidální žilku a nachází se uprostřed centrálního systému symetrie. K těmto očním skvrnám patří ty vůbec největší a nejbarevnější, utvářené nejčastěji na dorsální straně zadního křídla. Také ony vykazují vysokou variabilitu ve velikosti, barevnosti a pravidelnosti. Protože leží většinou přímo v ose systému symetrie, formují se spolu s ním, a to tak, že podle velikosti skvrny jsou i okolní linie systému prohnuté, čímž zvětšují výsledný dojem oka. Třetí výraznou skupinou jsou oční skvrny lišajů (Sphingidae), vyskytující se na dorsální straně zadního křídla (obr. 2a). Oční skvrny lišajů pocházejí z částí dvou linií centrálního systému symetrie a tmavého okraje křídla.⁷ V rámci základního stavebního plánu jsou tyto kresebné elementy paralelní, takže až další modifikací mohlo dojít k vytvoření kruhových tvarů a jejich vyplnění kontrastním zbarvením. Podobně lze popsat i oční skvrny další skupiny, jejímž zajímavým příkladem je jasoň červenooký *Parnassius apollo* (obr. 2d). Původně jediná transversální linie tu může být základem pro oční skvrny. Jejím rozšířením, barevnou modifikací okrajů a rozpadem v místě křídelních žilek vzniká řada skvrn. Některé z nich zaniknou, další se naopak zvětší a dotvoří se v kontrastní kruhové útvary, jež splňují definici očních skvrn. Poslední skupinu očních skvrn není možné přesně vymezit, neboť při formování kresby se zde využívá více způsobů, uvedených u předešlých skupin. Například ve výrazné kresbě babočky paví oko *Inachis io* se na předním křídle nachází oční skvrna vzniklá složením několika elementů, pocházejících dokonce z různých systémů symetrie.

6 Süffert, F. (1929). Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung. *Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungs Mechanik der Organismen*, 120, str. 229–383.

7 Komarek, Str. (1991). Die Augenmuster auf den Hinterflügeln der Gattung *Smerinthus* (Lepidoptera: Sphingidae) und ihre Evolution. *Ann. Naturhist. Mus. Wien, Ser. B, Bot.-Zool.*, 92, str. 99–112.

Biologická úloha očních skvrn

Zatímco na vývoji očních skvrn se podílí mnoho faktorů a skvrny vznikají kombinací různých elementů, výsledná funkce těchto jevů je často velice podobná a v mnoha případech identická. Řečeno s Komárkem⁸ „selekčnímu tlaku zde podléhá s největší pravděpodobností pouze funkční aspekt kreseb, nikoliv konkrétní uspořádání a proměny kresebných elementů, jejichž vývoj tvoří víceméně autonomní proces, řídící se vlastními, imanentními pravidly“. Taková pravidla se týkají právě vzniku očních skvrn z různých částí systémů symetrie základního stavebního plánu. Obecně se soudí,⁹ že oční skvrny mají dvě základní funkce, a to (1) zastrašení případného agresora nebo (2) odpoutání pozornosti predátora na jiné části těla. V prvním případě se jedná o oční skvrny větších rozměrů se složitější strukturou a barevností. Druhým typem jsou skvrny menší a méně dokonalé. Často nacházíme i případy očních skvrn, jejichž vysvětlení není jednoznačné a v praxi je obtížné prokazatelné.

Zastrašování

Expozici očních skvrn, jíž se motýl pokouší odradit predátora od útoku, nazýváme zastrašování (*intimidation*) nebo výhrůžné postoje (*threatening display*).¹⁰ Ptáci hledající si svou kořist zaměňují oční skvrny motýlů za skutečné oči svých vlastních predátorů. Útočící pták je zmaten a dalšího pokusu o chycení takové kořisti se již vyvaruje. Experimentálně tento jev zkoumal A. D. Blest s využitím světelných atrap očí.¹¹ Při krmení ptáků náhle rozsvítil některou z atrap očí a sledoval tak reakce ptáků na různé tvary. Úspěšnost zastrašení přitom rostla s přítomností koncentrických kruhů, středu ve formě duhovky, horizontální symetrií dvojice skvrn, ale také asymetrií jejich středů („šilháním“) nebo napodobením odlesku světla na duhovkách. Většina z těchto znaků se objevuje na velkých očních skvrnách mnoha motýlů, např. *Precis coenia*,

8 Komárek, S. (1997). *Dějiny biologického myšlení*. Praha: Vesmír, str. 103.

9 Přehledná klasifikace viz Stevens, M. (2005). The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews*, 80, str. 573–588.

10 Ač v podobně zaměřených pracích není terminologie pro aposematismus zcela jednotná, popisuje často identické jevy. Podrobné historické konotace a objasnění vzniku termínů viz Komárek, S. (2004). *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*. Praha: Dokořán.

11 Stevens, M. (2005). The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews*, 80, str. 573–588.

Junonia almana nebo *Inachis io* (Nymphalidae), rod *Caligo* (Brassolidae), druhy z čeledi Saturnidae a Sphingidae. Jiné pokusy sledovaly reakce predátorů na oční skvrny baboček.¹² Babočkám ze zakrytými očními skvrnami se útoku předejít nepodařilo, kdežto jedinci bez upravených křídel byli ve všech případech úspěšní.

Efekt zastrašení je často zesílen náhlým odkrytím očních skvrn. V klidové pozici jsou křídla složená, a tedy nenápadná, neboť jejich povrch splývá s okolím. Při vyrušení motýla dochází k odhalení očních skvrn (*startling display*). Predátor je tak zahnán nebo samotní motýli využívají momentu překvapení a unikají do bezpečí. Střechovitě složená přední křídla motýlů rodu *Smerinthus* (Sphingidae) zakrývají část křídel zadních, na kterých se nacházejí oční skvrny. Po jejich odkrytí motýli navíc zadními křídly rytmicky pohybují, a tak dodávají celému jevu dojem pohybu skutečných očí.¹³ Jiné druhy převážně z čeledi Nymphalidae skládají křídla nad sebe a odhalují svrchní kresbu se skvrnami na všech křídlech. Naproti tomu motýli rodu *Caligo* mají oční skvrny na ventrální straně křídel, které jsou v klidu složené nad tělem jako u baboček, tudíž jsou bezprostředně viditelné. Jev je vysvětlován i jako nápodoba druhu žáby, přirozeného predátora motýlích nepřátel – ještěrek rodu *Anolis*.¹⁴

Náhlé odkrytí očních skvrn či jiných nápadných vzorů nazýváme *flash display* či *fulgurace* (z angl. *flash* a lat. *fulgor*, blesk). Užitím těchto termínů se klade důraz na kontrastní zbarvení kresby, nikoliv na její tvar. Útočící pták tu nereaguje na oči, a je tedy zmaten pouhým nápadným signálem (*conspicuous signal*). Někteří autoři proto přisuzují očním skvrnám pouhý význam tzv. neofobie (*neophobia*).¹⁵ Podle tohoto názoru si ptáci navíc po prvním zkušnosti s novým a nečekaným jevem začínají na oční skvrny rychle zvykat a ty pak na ně časem přestávají působit jako hrozba. Význam dokonalého zobrazení očí obratlovce by v této úvaze postrádal své opodstatnění. Zůstala by tedy otázka, z jakých důvodů se u mnoha různých motýlů vyvinula právě tak složitá ornamentura, pokud má fungovat na stejném principu jako fulgorace například červeně zbarvených zadních párů křídel některých sarančat.

12 Vallin, A., Jakobson, Str., Lind, J. & Wiklund, Ch. (2005). Prey survival by predator intimidation: an experimental study of peacock butterfly defence against blue tits. *Proceedings of the Royal Society B*, 272, str. 1203–1207.

13 Stevens, M. (2005). The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews*, 80, str. 573–588.

14 Ibid.

15 Ibid.

Deflekce útoku

Oční skvrny, které jsou menší i méně kontrastní, zato však většinou přítomné ve vyšším počtu, mohou fungovat jako atraktor útoku ptáků na méně citlivá místa motýlího těla. Oční skvrny tedy odklánějí útok jinam, dále od životně důležitých orgánů. Pro toto vysvětlení se užívá termín *deflekce*, jenž znamená právě „odklonění“. Dalšími používanými výrazy se jen jinak opisuje a zdůrazňuje stejná funkce – odklánění, směřování (*directive marks*) a zachytávání útoku či pohledu (*Blickfänger*). Jejich pozice na křídlech se nachází skutečně na vnějších okrajích, proto se také skvrny nejčastěji utvářejí z řady marginálních oček. Takové skvrny najdeme u mnoha druhů čeledí Nymphalidae a Satyridae. Deflekční roli očních skvrn lze prokázat díky přítomnosti tzv. *beak marks*, které svědčí o útocích na okrajové části křídel motýla. Z většiny pozorování vyplývá, že se tyto stopy vyskytují právě u druhů s očními skvrnami blízko okraje křídel. Odklonit útok se zpravidla podaří motýlům s větším počtem očních skvrn a s větší symetrií těchto skvrn. Taktéž početnější a pravidelnější očka mají motýli aktivnější v letu a druhy žijící převážně na otevřených lokalitách.¹⁶ Některé organismy využívají k deflekcí útoků predátora nápodobu celé hlavy na opačné části těla (*false head*). Posteriorní části zadních křídel tvoří kresbu hlavy s očními skvrnami u báze falešných tykadel, jež jsou ve skutečnosti ostruhami motýlích křídel.¹⁷ Útočícího predátora zároveň překvapí opačný směr úniku motýla, než vzhledem k orientaci falešné hlavy očekává.

Někteří autoři¹⁸ naproti tomu přisuzují očním skvrnám několika druhů podstatnou roli při výběru samců samicemi. Uvádějí příklad očních skvrn na dorsální straně křídel motýla *Bicyclus anynana*, které nejsou při útoku exponované. Samice tohoto druhu mají preferovat samce s tmavšími a většími skvrnami.

16 Merckx, T. & Van Dyck, H. (2002). Interrelations among habitat use, behavior, and flight-related morphology in two cooccurring Satyrine Butterflies, *Maniola jurtina* and *Pyronia tithonus*. *Journal of Insect Behavior*, 15, str. 541–561.

17 Robbins, R. K. (1981). The „false head“ hypothesis: predation and wing pattern variation of Lycaenid Butterflies. *American Naturalist*, 118, str. 770–775.

18 Např. Breuker, C. J. & Brakefield, P. M. (2002). Female choice depends on size but not symmetry of dorsal eyespots in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Proceedings of the Royal Society B*, 269, str. 1233–1239.



Obr. 3. Rituální maska konžského kmene Bapende (podle Cosse, 1968)

Uhranout a poděsit

Oční skvrny nenacházíme pouze na motýlích křídlech. S analogickými útvary se setkáme i u jiných řádů hmyzu, na šupinách ryb, perech ptáků či dokonce srsti některých savců. I larvální stadia motýlů utvářejí dokonale falešné hlavy s očními skvrnami. Právě oči některých ryb (např. *Chaetodon capistratus*) jsou dokonale maskovány, zatímco oční skvrna nacházející se v blízkosti ocasní ploutve výrazně dominuje celkovému zbarvení organismu. Zajímavým povrchem vyniká australská agama *Moloch horridus*, která při napadení skrčí hlavu pod přední nohy, přičemž se dvojice jejích kožních derivátů na svrchní straně krku může jevit predátorovi jako falešné oči.¹⁹ Kresby očí se nacházejí na přední i zadní straně rozšířené krční části těla kobry indické (*Naja naja*) a slouží k zastrašení cibetkovitých šelem. Kresba někdy naznačuje kontury celého obličeje, komu má však patřit, se blíže nespecifikuje.²⁰

Princip zastrašení, úleku či zmatení je rozšířen také u různých světových etnik. Varovné znamení v podobě očí je zde jasně adresované nezvanému či nechtěnému. Možnost uhranutí přímým pohledem (*böser Blick*) se často zvyšuje použitím excesivních masek, amuletů, soch či jiných výrazných zobrazení.²¹ Podobně jako u očních skvrn živočichů tu jsou oči zvýrazněny několika koncentrickými kruhy, kontrastně od sebe oddělenými. Některé analogické motivy, mezi něž patří i masky s velkýma očima, vystupují na

19 Pianka, E. R. & Pianka, H. D. (1970). The ecology of *Moloch horridus* (Lacertilia: Agamidae) in Western Australia. *Copeia*, 1970, str. 90–103.

20 Coss, R. G. (1968). The Ethological Command in Art. *Leonardo*, 1, str. 273–287.

21 K tomu viz obsáhlá monografie Koenig, O. (1975). *Urmotiv Auge*. München: Piper.

různých, kulturně a geograficky si vzdálených místech v přibližně stejném období – drak v Číně a u Aztéků, ale také v nedávné minulosti u tzv. primitivních národů západní Afriky.²² Obraz očí jakožto lidský artefakt představuje jeden ze základních motivů v kultuře, jehož význam může být často analogický funkcím očních skvrn u motýlů: zstrašování, odvedení pozornosti na sebe (deflekce), imponování. Například africká maska s velkýma očima a jakýmsi mohutným voussem (obr. 3) má zahánět cizince, ženy a malé děti od iniciačních rituálů mužů.²³ „Defektivně“ působí boží oko či symbolika očí v reklamě, adresáta by tak oko mělo spíše atrahovat než pouze děsit. V prvním případě odklání pozornost od věcí profánních, v druhém je směr v zásadě opačný.

Poděkování:

Text vznikl s podporou výzkumného záměru CTS MSM 0021620845 a grantu „GPSS Major Awards Program“, společného projektu Interdisciplinární univerzity v Paříži a Elonské univerzity.

Literatura:

- Breuker, C. J. & Brakefield, P. M. (2002). Female choice depends on size but not symmetry of dorsal eyespots in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Proceedings of the Royal Society B*, 269, str. 1233–1239.
- Brunetti, C. R., Selegue, J. E., Monteiro, A., French, V., Brakefield, P. M. & Carroll, Str. B. (2001). The generation and diversification of butterfly eyespot color patterns. *Current Biology* 11, str. 1578–1585.
- Bühler, Karl (1913). *Die Gestaltwahrnehmungen. Experimentelle Untersuchungen zur psychologischen und ästhetischen Analyse der Raum- und Zeitanschauung*. Stuttgart: Spemann.
- Coss, R. G. (1968). The Ethological Command in Art. *Leonardo*, 1, str. 273–287.
- Kleisner, K., Markoš, A. (2005). Semetic rings: towards the new concept of mimetic resemblances. *Theory in Biosciences* 123, str. 209–222.
- Kleisner, K. (2008). Homosemiosis, Mimicry, and Superficial Similarity: Notes on the Conceptualization of Independent Emergence of Similarity in Biology. *Theory in Biosciences*, 126, (v tisku).

²² Coss, R. G. (1968). The Ethological Command in Art. *Leonardo*, 1, str. 273–287.

²³ Ibid.

- Koenig, O. (1975). *Urmotiv Auge*. München: Piper.
- Komárek, S. (1991). Die Augenmuster auf den Hinterflügeln der Gattung *Smerinthus* (Lepidoptera: Sphingidae) und ihre Evolution. *Ann. Naturhist. Mus. Wien, Ser. B, Bot.-Zool.*, 92, str. 99–112.
- Komárek, S. (1997). *Dějiny biologického myšlení*. Praha: Vesmír.
- Komárek, S. (2004). *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*. Praha: Dokořán.
- Lorenz. In Kurt Kotrschal, Gerd Miller, Hans Winkler (Eds.), *Konrad Lorenz und seine verhaltensbiologischen Konzepte aus heutiger Sicht*. Fürth: Flander Verlag, str. 109–117.
- Merckx, T. & Van Dyck, H. (2002). Interrelations among habitat use, behavior, and flight-related morphology in two cooccurring Satyrine Butterflies, *Maniola jurtina* and *Pyronia tithonus*. *Journal of Insect Behavior*, 15, str. 541–561.
- Nijhout, H. F. (1991). *The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns*. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press, str. 23–50.
- Pianka, E. R. & Pianka, H. D. (1970). The ecology of *Moloch horridus* (Lacertilia: Agamidae) in Western Australia. *Copeia*, 1970, str. 90–103.
- Portmann, A. (1990). *Essays in philosophical Zoology by Adolf Portmann. The living form and seeing eye*. Lewiston: Edwin Mellen.
- Robbins, R. K. (1981). The „false head“ hypothesis: predation and wing pattern variation of Lycaenid Butterflies. *American Naturalist*, 118, str. 770–775.
- Schwanwitsch, B. N. (1924). On the Ground-plan of Wing-pattern in Nymphalids and certain other Families of the Rhopalocerous Lepidoptera. *Proceedings of the Zoological Society of London, ser. B*, 34, str. 509–528.
- Schwanwitsch, B. N. (1928). Studies upon the wing-pattern of *Pierella* and related genera of South American Satyridan butterflies. *Zoomorphology*, 10, str. 432–532.
- Stevens, M. (2005). The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological Reviews*, 80, str. 573–588.
- Süffert, F. (1927). Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung. *Biologisches Zentralblatt*, 47, str. 385–413.
- Süffert, F. (1929). Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung. *Wilhelm Roux' Archiv für Entwicklungs Mechanik der Organismen*, 120, str. 229–383.

Uexküll Jakob von (1909). *Umwelt und Innenwelt der Tiere*. Berlin: J. Springer.

Vallin, A., Jakobson, Str., Lind, J. & Wiklund, Ch. (2005). Prey survival by predator intimidation: an experimental study of peacock butterfly defence against blue tits. *Proceedings of the Royal Society B*, 272, str. 1203–1207.

Voland, Eckhart, Grammer, Karl (Eds.) (2003). *Evolutionary Aesthetics*. Berlin/New York: Springer.